

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX AGISSANT SUR LA PROLIFÉRATION
DE *CRASPEDACUSTA SOWERBYI* (LANKESTER 1880), DANS LES LACS DU
QUÉBEC

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
NADIA EL MOUSSAOUI

MARS 2015

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

AVANT- PROPOS

A chaque fois qu'une espèce exotique s'installe dans un nouvel habitat, nous nous trouvons devant un dilemme : quelles sont les causes ? Quelles conséquences aurait-elle sur cet écosystème? Comment gérer ce phénomène? Les réponses à ces questions ne peuvent être fournies qu'à travers une production scientifique continue, ce qui nous permettra d'optimiser les actions à entreprendre et de préserver nos ressources pour les générations futures. La présente étude est une contribution à l'amélioration des connaissances sur le phénomène des méduses d'eau douce au Québec. Ceci a été possible grâce au soutien financier offert par les subventions du CRSNG à Beatrix Beisner et par le FQRNT. Les résultats de cette recherche feront, prochainement, l'objet d'une publication scientifique.

Je tiens à remercier ma directrice de recherche, Beatrix Beisner Ph. D., professeure à l'Université du Québec à Montréal, qui m'a accepté dans son équipe et m'a donné l'opportunité de faire ce projet de recherche. Je la remercie infiniment pour ses conseils précieux, son soutien moral et financier, sa patience ainsi que sa disponibilité et sa rapidité à répondre à mes courriels ce qui m'a épargné beaucoup de temps.

Je tiens à remercier également, la merveilleuse équipe de Beatrix qui a facilité mon intégration au sein de l'équipe du GRIL et qui m'a beaucoup soutenu dans mes analyses des données. Merci Katherine Velghe, Vincent Ouellet Jobin, Nicolas Fortin St-Gelais, Sara Mercier-Blais, Julia Hart et Geneviève Thibodeau. Un grand merci à Alice Parkes et Mélanie Durocher pour leur précieuse aide dans ARCGIS. Toute ma reconnaissance va aux personnes qui m'ont aidé dans la collecte de mes données : Paul Del Giorgio, Yves Prairie, Pierre-Olivier Benoit, Mélissa Laniel du CRE Laurentides, Mario Berube du MDDEFP, Isabelle Venne de la municipalité de Saint-Côme et à toutes les personnes que je n'ai pu citer ici.

TABLE DES MATIÈRES

| | |
|--|------|
| LISTE DES FIGURES | vii |
| LISTE DES TABLEAUX | viii |
| LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS | ixx |
| RÉSUMÉ | x |
| INTRODUCTION | 1 |
| CHAPITRE 1 | |
| CONTEXTE ET PROBLÉMATIQUE | 05 |
| 1.1 Examen de l'état des connaissances | 05 |
| 1.1.1 Distinction physiologique | 06 |
| 1.1.2. Cycle de vie | 09 |
| 1.1.3. Habitat et mode de vie | 12 |
| 1.1.4. Impact sur la chaîne trophique | 17 |
| 1.2. Présence de <i>Craspedacusta sowerbyi</i> au Canada | 19 |
| 1.3. Les lacunes sur l'état de connaissance | 20 |
| 1.4. Concepts théoriques | 21 |
| CHAPITRE 2 | |
| <i>CRASPEDACUSTA SOWERBYI</i> AU QUÉBEC | 28 |
| 2.1 OBJECTIFS | 28 |
| 2.2. APPROCHE MÉTHODOLOGIQUE | 28 |
| 2.2.1. Site d'étude | 28 |
| 2.2.2. Méthode de collecte de données | 29 |
| 2.2.2.1. Présence de <i>Craspedacusta sowerbyi</i> au Québec | 30 |
| 2.2.2.2 Les données environnementales | 30 |

| | |
|--|----|
| 2.3. Méthode d'analyses de données | 34 |
| 2.4. RÉSULTATS..... | 37 |
| 2.4.1 Répartition spatiale des lacs infestés par <i>C. sowerbyi</i> au Québec..... | 37 |
| 2.4.2. Relation entre la présence de <i>C. sowerbyi</i> et les facteurs environnementaux | 40 |
| 2.5. DISCUSSION | 46 |
| CONCLUSION..... | 56 |
| ANNEXE 1 | |
| Liste des 11 espèces du genre <i>Craspedacusta</i> Lankester, 1880 enregistrées au World Register of Marines Species..... | 60 |
| ANNEXE 2 | |
| Liste des lacs étudiés et données morphométriques..... | 61 |
| Liste des lacs étudiés avec les données physico-chimiques..... | 65 |
| Liste des 88 lacs ayant connu les blooms des méduses d'eau douce selon les observations collectées. | 69 |
| ANNEXE 3 | |
| Résultats de la régression multiple pour la profondeur maximale | 74 |
| Résultats de la régression multiple pour le carbone organique dissous : | 75 |
| ANNEXE 4 | |
| Résultats de l'application de l'analyse de l'arbre de classification et régression | 76 |
| BIBLIOGRAPHIE | 77 |

LISTE DES FIGURES

| Figure | Page |
|--|------|
| 1.1 Photos des deux modes de vie de la méduse d'eau douce (<i>C. sowerbyi</i> Lankester 1880)..... | 08 |
| 1.2 Différences physiologiques entre <i>C. sowerbyi</i> et <i>C. sinensis</i> (on note la présence de longs tentacules périradiaux et des gonades bien visibles <i>C. sowerbyi</i>)..... | 09 |
| 1.3 Schéma du cycle de reproduction de <i>C. sowerbyi</i> (Lankester 1880)..... | 10 |
| 1.4 Représentation schématique du concept théorique adopté pour ce projet de recherche. Légende : — Relation entre ces paramètres déjà établie par des études antérieures. ? : Relation inconnue et qui sera déterminée par la présente étude, + : Effet positif..... | 27 |
| 2.1 Localisation géographique des lacs étudiés dans la province du Québec (carte réalisée à l'aide du logiciel ArcGIS 10)..... | 31 |
| 2.2 Carte de la zone sud du Québec montrant la répartition des lacs où <i>C. sowerbyi</i> a été signalée..... | 39 |
| 2.3 Analyse en composante principale des scores des 127 lacs basée sur le plan factoriel axe1 vs axe 2. Les deux axes expliquent 38 et 26 % de la variance respectivement. L'analyse est basée sur les variables morphométriques et physico-chimiques des lacs..... | 41 |
| 2.4 Arbre de classification et régression de l'occurrence des méduses expliquée par les variables environnementales. La présence de <i>C. sowerbyi</i> est la réponse du modèle. 0 : absence ; 1 : présence. ; Chla < 4.085 se lit à gauche et ainsi de suite. Chla : chlorophylle a; Secchi : Transparence. Erreur : erreur de resubstitution ; CVRE : erreur relative du cross-validation. La lecture du graphe est la suivante: PT<14.77 se lit à droite ; surface <281.1 se lit à gauche | 42 |
| 2.5 Graphe de l'erreur relative et de l'erreur relative de cross-validation. CVRE. Le point noir correspond au plus faible CVRE (selon la | |

| | |
|---|----|
| règle "1-SÉ) obtenu par la méthode (rpart) ; Cp : paramètre de complexité | 45 |
| 2.6 Arbre de classification et régression de l'occurrence des méduses d'eau expliquée par les variables environnementales après l'élégation | 46 |

LISTE DES TABLEAUX

| Tableau | Page |
|--|------|
| 1.1 Classification de <i>Craspedacusta sowerbyi</i> | 05 |
| 2.1a Résumé statistique des huit variables environnementales utilisées pour les lacs avec présence de <i>C. sowerbyi</i> | 33 |
| 2.1b Résumé statistique des huit variables environnementales utilisées pour les lacs sans présence de <i>C. sowerbyi</i> | 33 |
| 2.2 Matrice des loading des variables environnementales pour les deux premières composantes | 40 |
| 2.3 Résultats de l'élague et de validation croisée. Cp : paramètre de complexité ; N.div : nombre de division ; Err.rel : erreur relative du modèle ; xerror : erreur relative de la validation croisée ; erreur type de la validation croisée | 44 |

LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS

| | |
|--------------------|---|
| ACP | Analyse en Composante Principale |
| Chla | Chlorophylle <i>a</i> (en microgramme par litre) |
| CREDDO | Conseil régional de l'environnement et du développement durable de l'Outaouais |
| CRE Laurentides | Conseil régional de l'environnement des Laurentides |
| Cp | paramètre de complexité |
| <i>C. sinensis</i> | <i>Craspedacusta sinensis</i> |
| <i>C. sowerbyi</i> | <i>Craspedacusta sowerbyi</i> Lankester 1880 |
| CRSNG | Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (NSERC en anglais) |
| CVRE | Erreur de la validation croisée (Cross Validation Relative Error) |
| DOC | Dissolved Organic Carbon (carbone organique dissous) (en milligramme par litre) |
| GRIL | Groupe de Recherche interuniversitaire en Limnologie et en environnement aquatique |
| Lat.: | Latitude |
| Long. | Longitude |
| MDDEFP | Ministère du Développement durable, de l'Environnement, de la Faune et des Parcs |
| pH | Potentiel hydrogène |
| PT | Phosphore total (en microgramme par litre) |
| RSVL | Réseau de surveillance volontaire des lacs |
| Secchi | transparence de l'eau (en mètre) |
| Zmax | profondeur maximale (en mètre) |

RÉSUMÉ

Ces dernières décennies, les pullulations des méduses d'eaux douces *Craspedacusta sowerbyi* sont de plus en plus fréquentes dans les lacs nord tempérés en Amérique du Nord. Quoique cette prolifération soit un phénomène mondial, la répartition, l'écologie et les causes de cette invasion sont peu connues et ce, dû au fait que leurs apparitions sont fortuites et discontinues dans le temps et dans l'espace. Les objectifs de cette recherche sont de déterminer la distribution spatiale, les facteurs environnementaux responsables de la prolifération de la méduse d'eau douce (surtout au Québec) ainsi que de prévoir les nouvelles infestations dans d'autres régions en réponse aux variations environnementales. Grâce aux informations recueillies, une base de données de tous les lacs ayant été envahis de *Craspedacusta sowerbyi* a été mise en place. Les paramètres environnementaux étudiés sont : la chlorophylle *a*, le carbone organique dissous, le phosphate total, la transparence de l'eau, la profondeur maximale, la superficie, le périmètre et l'altitude. D'après les résultats, un total de 88 lacs a été répertorié dans plusieurs régions québécoises, dont les Laurentides, l'Outaouais et l'Estrée. Il semblerait que parmi tous les paramètres étudiés, le phosphore total ($<14.77 \mu\text{g/l}$) et la superficie ($>2.8 \text{ km}^2$) favorisent la prolifération de cette espèce.

Mots clés :

Méduse d'eau douce, Québec, blooms, phosphore total, superficie

INTRODUCTION

Le problème des espèces invasives est d'une ampleur mondiale et très inquiétant à tel point que la lutte contre cette menace est devenue un enjeu prioritaire pour plusieurs pays partout dans le monde. Les dommages, parfois irréversibles, causés par ces espèces sur l'environnement, l'économie ou la santé humaine (Ricciardi and Kipp, 2008 ; Ricciardi, and MacIsaac, 2011 ; Dick *et coll.*, 2013) ont incité ces pays à se mobiliser pour essayer d'en comprendre les causes et de trouver des solutions. Le Canada est l'un de ces pays qui se préoccupent sérieusement de ce problème puisqu'en 2004, le Conseil canadien des ministres des Pêches et de l'Aquaculture (CCMPA) a adopté un plan d'action de lutte contre les espèces aquatiques envahissantes. Ce plan s'appuie sur une série de mesures pour limiter l'impact de ces espèces envahissantes sur l'environnement, prévenir et arrêter, si possible, toutes nouvelles introductions (Groupe de travail sur les espèces aquatiques envahissantes du Conseil canadien des ministres des Pêches et de l'Aquaculture, 2004).

Cependant, la difficulté dans la gestion du dossier des espèces invasives réside dans la diversité des espèces introduites, des habitats infestés et des acteurs sociaux impliqués (Menozzi et Pellegrini, 2012). Par ses activités commerciales, l'homme est responsable volontairement ou non du déplacement, d'un continent à l'autre, de plusieurs espèces envahissantes qui ont pu s'adapter à leur nouvel environnement au risque de faire disparaître les espèces indigènes (Klaus, 2002). Signalons qu'il existe une liste des espèces envahissantes (environ 277 espèces) dont les répercussions négatives sont connues, dans différents milieux aquatiques du Canada comme les rivières, les lacs et les océans (Environnement Canada, 2012), mais il existe d'autres espèces qui sont encore méconnues.

Parmi ces espèces, nous citons un minuscule zooplancton gélatineux apparenté aux méduses océaniques qui est *Craspedacusta sowerbyi* Lankester (1880) ; cette méduse d'eau douce qui depuis son apparition au Jardin botanique royal à Londres en 1880,

se démarque par une distribution mondiale. Elle est notée dans plusieurs environnements aquatiques à travers le monde (Dumont, 1994) et les données recueillies sur la présence de cette espèce montrent une préférence d'habitat diversifié (lacs, étangs, aquariums ...etc.). Cette espèce présente les principales caractéristiques dont dépend le succès de l'établissement dans un nouvel environnement. Par exemple, elle peut se développer dans des écosystèmes aquatiques très diversifiés et sous des climats différents : tempéré et subtropical (Stefanelli, 1948 ; Rayner, 1988 ; Arbačiauskas and Lesutienė, 2005 ; Pérez-bote *et coll.*, 2006 ; Gophen and Shealtiel, 2012). Elle a aussi un vaste régime alimentaire qui lui permet de s'adapter à la ressource du milieu, en plus de ne souffrir de presque aucune prédation (un seul prédateur potentiel a été identifié durant les essais menés au laboratoire dont nous parlerons dans les sections suivantes).

Quoiqu'elle soit toujours très étudiée 134 ans après sa découverte (recensement, description de l'anatomie des différentes phases de vie de l'espèce, cycle biologique, régime alimentaire et phylogénie), son impact écologique est encore incertain contrairement à certaines méduses marines, décrites comme d'importantes menaces pour la biodiversité (Donnard, 2012 ; Dick *et coll.*, 2013).

La communauté scientifique décrit cette espèce comme étant la plus intrigante des invertébrés d'eau douce à cause de la complexité de sa biologie (malgré leur forme apparemment simple) et de l'irrégularité de ses pullulations ou blooms (Pennak, 1956 ; Matthews, 1966 ; Acker and Muscat, 1976 ; Dethier and Kalbermatter, 1989). L'apparition soudaine et massive de *Craspedacusta sowerbyi* est une caractéristique commune chez les groupes de méduses, mais reste quand même énigmatique. Toutes les études, sur les méduses d'eau douce semblent soutenir l'idée que le déplacement de cette méduse, d'un pays à l'autre et d'un continent à un autre, se fait soit par la migration des oiseaux, soit par les échanges de marchandises... etc. (les modalités des transferts seront discutées un peu plus loin).

Il existe actuellement un débat sur la réalité de l'augmentation des populations de méduses marines en réponse à des changements anthropiques ou climatiques. Gibbons et Richardson (2013) rapportent, dans leur étude, les différents avis du groupe des scientifiques qui ont étudié une base de données (environ 37 bases) couvrant une période de 220 ans (de 1790 à 2011). Malgré ces années d'observation et d'études du phénomène, ce groupe de travail n'a pas pu sortir avec une conclusion sur une confirmation ou un rejet de l'hypothèse. Il se trouve que cette même situation est observée pour *C. sowerbyi*, car certains chercheurs, s'appuyant sur le constat de l'occurrence des blooms en été, avancent l'hypothèse du changement climatique. Cependant, nous manquons d'éléments scientifiques pour affirmer ou rejeter cette hypothèse ou même pour expliquer l'extraordinaire expansion de cette espèce exotique originaire de l'Asie.

En ce qui concerne sa présence et son expansion potentielle au Québec, l'important réseau hydrique (environ 500 000 lacs et 4500 rivières) (site web du MDDEFP) qui constitue la réserve d'eau douce de cette province pourrait constituer un environnement idéal pour l'établissement des méduses d'eau douce. D'autant plus, que plusieurs de ces lacs et rivières, surtout les plus grands, sont des zones privilégiées pour les activités humaines avec de nombreux aménagements (résidences urbaines, infrastructures portuaires, complexes touristiques). Ils sont aussi d'importants lieux de stockage de matières organiques continentales véhiculées par les eaux du ruissellement. Tous ces facteurs entraînent la fragilisation de ces milieux et les rendent plus sensibles aux changements atmosphériques globaux. En conséquence, et selon l'hypothèse du transfert des méduses par les activités humaines, l'invasion risque de se propager en peu de temps. Mais tout ceci reste des spéculations, car même si l'espèce est introduite à un nouvel écosystème, il faudrait des conditions biotiques et abiotiques adéquates pour le succès de l'établissement dans son nouvel environnement.

À l'heure actuelle, les interactions trophiques de *Craspedacusta sowerbyi* ainsi que les causes environnementales responsables de son apparition sont mal connues et il est difficile, avec l'état actuel des connaissances, de savoir avec précision dans quel type de lac ou autre source d'eau douce, elles peuvent se développer. Ni même d'expliquer quel facteur biotique ou abiotique est responsable de ces proliférations sporadiques et imprévisibles.

De ce fait, notre projet de recherche porte sur cette méduse d'eau douce dont la présence a été signalée dans plusieurs lacs au Québec. La première étape consiste en une synthèse de la littérature la concernant : sa morphologie, son mode de reproduction, quelques éléments sur son régime alimentaire ainsi que sa distribution géographique mondiale. Ceci va nous permettre de décrire la problématique générale. Nous n'allons pas aborder les actions entreprises pour limiter ou arrêter cette invasion, car aucune n'existe actuellement. Ensuite, nous abordons la question relative à sa distribution dans la province du Québec puisque nous avons tenté de localiser tous les lacs qui connaissent ou qui ont connu le phénomène des blooms et de présenter une carte de distribution au Québec. Enfin, une comparaison entre les lacs avec présence et ceux avec absence de méduse a été réalisée sur la base d'un groupe de paramètres environnementaux afin d'établir une éventuelle relation entre l'apparition irrégulière et les conditions environnementales dans ces lacs.

CHAPITRE 1

CONTEXTE ET PROBLÉMATIQUES

Dans cette section, nous présentons les particularités biologiques des méduses d'eau douce, l'impact sur la chaîne trophique et la présence au Canada. Ensuite, nous identifions les lacunes concernant les causes environnementales de la prolifération grandissante de *Craspedacusta sowerbyi* Lank.

1.1 Examen de l'état des connaissances

Les méduses d'eau douce font partie des Cœlentérés (Tableau 1.1) qui sont les plus primitifs des Métazoaires, car elles ne sont formées que de deux couches : ectoderme et endoderme (Colin and Delahaye, 1995. Le terme méduse fait référence à la forme libre qu'on retrouve chez plusieurs Cnidaire (Rochefort *et coll.*, 2012).

Tableau 1.1: Classification de *Craspedacusta sowerbyi*

| TAXONOMIE | |
|--------------------|---------------------------------------|
| Embranchement | Cœlentérés |
| Sous-embranchement | Cnidaire |
| Classe | Hydrozoaire |
| Ordre | Limnomedusae |
| Famille | Olindiidae |
| Genre | <i>Craspedacusta</i> |
| Espèce | <i>sowerbyi</i> (ou <i>sowerbii</i>) |

L'origine de son nom est d'une part grecque pour le genre *Craspedacusta* signifiant petit ballon à franges et d'autre part pour le nom *sowerbyi*, un hommage au naturaliste anglais William Sowerby (1827-1906) qui découvrit cette espèce pour la première fois au Jardin botanique royal Regent's Park à Londres (Rochefort *et coll.*,

2012). L'espèce a été identifiée, à quelques jours près, par deux scientifiques qui lui ont donné des noms différents : *Craspedacusta sowerbii* par Edwin Ray Lankester (le 17 juin 1880) et *Limnocodium victoria*, par Allman (le 24 juin 1880). Ces deux chercheurs se sont mis d'accord, par la suite, pour donner un seul nom à cette méduse qui est : *Limnocodium sowerbii* (c'est pour cela qu'il existe des publications sur la méduse d'eau douce portant ce nom-ci) (Browne, 1906 ; Hargitt, 1907). Toutefois, des années plus tard dans le but de valider le nom scientifique de la méduse d'eau douce, seul le 1^{er} nom, donné par Lankester, a été retenu par la commission internationale sur la nomenclature zoologique (ICZN) en 1910, car ce dernier a présenté ses résultats dans une publication (Lankester, 1880a) alors qu'Allman l'a fait lors d'une présentation (Fritz *et coll.*, 2007). Il existe aussi des publications parlant d'une méduse *Microhydra ryderi* Pots (1885) découverte à Philadelphie (É.-U.) (Browne, 1906) et qui a changé de nom en 1924 pour devenir *Craspedacusta ryderi* (Payne, 1924 cité dans White, 1930). Actuellement, le seul nom adopté par la communauté scientifique est celui de *Craspedacusta sowerbyi* puisqu'il a été confirmé que *C. ryderi* et *C. sowerbyi* est une même espèce (Boulenger and Flower, 1928).

À noter que dans plusieurs littératures, ce nom peut s'écrire différemment : *Craspedacusta sowerbyi* ou *sowerbii*. Nous avons préféré utiliser, pour ce travail, le nom de *Craspedacusta sowerbyi* (*C. sowerbyi*) étant donné que ces deux noms peuvent être utilisés en synonymie, comme le permet l'article 33.3.1 du code international de nomenclature zoologique (Silva and Roche, 2007).

1.1.1 Distinction physiologique

Craspedacusta sowerbyi Lank., possède de nombreuses caractéristiques propres aux méduses à savoir : une forme de cloche, un aspect gélatineux de la carapace sans squelette ainsi qu'une absence de système de respiration ou d'excrétion. Elle se

présente, au cours de son cycle de vie, sous trois formes différentes: Polype (Fig.1.1A), méduse (Fig.1.1B) et podocystes.

Les polypes sont des structures rigides et microscopiques (0.5-2mm) constituées d'une base légèrement évasée surmontée d'une forme cylindrique ou tubulaire. Celle-ci est munie d'un capitule de nématocystes (dont ils se servent pour maîtriser sa proie) et d'un orifice généralement dirigé vers le haut (Dethier et Kalbermatter, 1989 ; Boothroyd *et coll.*, 2002). Ils colonisent les eaux douces oligotrophes et relativement calmes (un milieu turbulent peut désintégrer les polypes) avec la présence de roches ou de végétaux pour se fixer ; on peut y trouver des individus solitaires ou en colonies (Acker and Muscat, 1976). Quand les conditions sont défavorables, les polypes peuvent se contracter et s'entourer d'une couche de chitine afin d'augmenter leur capacité de résistance (podocystes), et reposer en attendant de meilleures conditions pour devenir un nouveau polype (Pennak, 1956).

Quant aux méduses, formes libres nageuses très délicates, leurs tailles maximales sont entre 20-25 mm (Dethier and Kalbermatter, 1989 ; Duggan and Eastwood, 2012). Elles possèdent un velum sous forme de cloche (de diamètre entre 2 et 18 mm) dont le bord compte quatre longs tentacules périradiaux et jusqu'à 500 tentacules filiformes qui sont solides et courts (Pennak, 1989 cité dans Didžiulis, 2006). Ces tentacules courts sont disposés en groupes de trois à sept entre les quatre longs tentacules et autour de chaque tentacule court, des cellules urticantes (nématocystes) se présentent sous forme de petites verrues disposées en cercles plus ou moins nets. Leur rôle est de saisir la nourriture et ils peuvent aussi servir comme une sorte de protection contre la prédation. Dans la partie concave du velum s'observent quatre radiaux et un canal circulaire qui forment la cavité gastrique. Les gonades, structures triangulaires, fibreuses parfois verdâtres et bien développées en saison de maturité, sont suspendues à partir des quatre canaux radiaux.

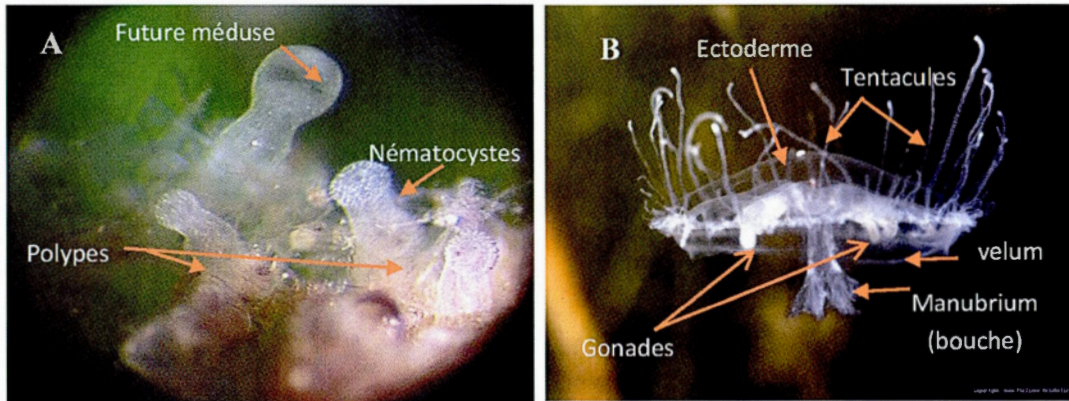


Figure 1.1 : Photos des deux modes de vie de la méduse d'eau douce (*C. sowerbyi* Lankester 1880). A: Stade polype (1-8mm) ; B: Stade méduses (5-25mm).

Source : www.apus.ru.

Plusieurs espèces de méduses d'eau douce du genre *Craspedacusta*, sont répertoriées au World Register of Marine Species (Schuchert, 2013) (voir Annexe 1). Elles ont été découvertes, pour la plupart, en Chine et il est fort probable qu'elles ne soient que des variations d'une seule espèce. D'ailleurs, l'étude phylogénétique menée par Zhang et ses collaborateurs (2009) ramène à quatre le nombre d'espèces pour ce genre : *C. xinyangensis* = *C. sowerbyi* ; *C. sichuanensis* = *C. kiatingi* ; *C. brevinema* = *C. sinensis* ; *C. ziguiensis* (statut incertain). À défaut de comparer les préférences écologiques de ces différentes espèces du genre *Craspedacusta* (par manque de disponibilité d'informations), nous allons nous contenter de présenter les principales différences morphologiques et qui sont observées au niveau :

- Des tentacules marginaux (périradiaux) qui ne sont pas plus longs que les autres tentacules chez *Craspedacusta Brevinema* et *Craspedacusta sinensis* (Fig.1.2). Pourtant, cette dernière présente une forte ressemblance morphologique (Jankowski, 2001 cité dans Stefani *et coll.*, 2010) et phylogénétique (Fritz *et coll.*, 2009) avec *C. sowerbyi*. Zhang et ses collaborateurs (2009) avancent même que *C. sinensis* est peut-être la forme ancestrale du genre *Craspedacusta*.

- Des verrues nématocystes et leur agencement : ils sont en forme de fer à cheval et sphériques chez *Craspedacusta ziguiensis* sp ; ou difficilement identifiable et répartie en 6 lignes chez *Craspedacusta iseanoa* (Oka & Hara, 1922).

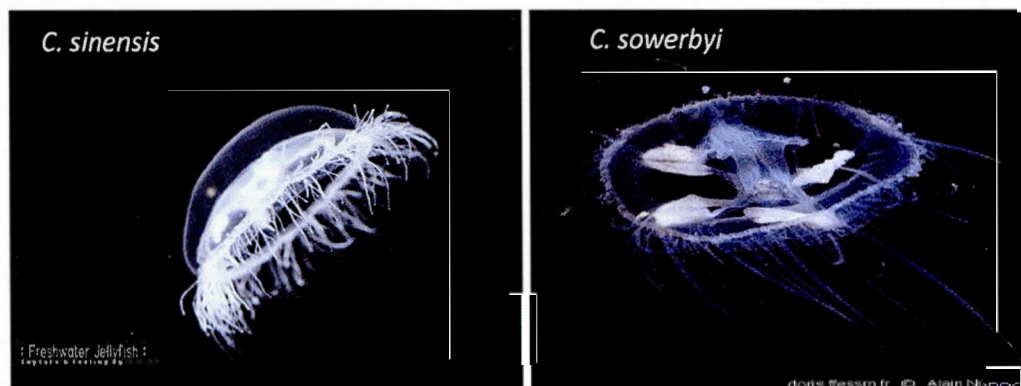


Figure 1.2 : Différences physiologiques entre *C. sowerbyi* et *C. sinensis* (on note la présence de longs tentacules périradiaux et des gonades bien visibles chez *C. sowerbyi*). Sources: www.aqua.club.net ; www.doris.ffessm.fr

1.1.2. Cycle de vie

Plusieurs chercheurs ont réussi à établir, en aquarium, le cycle biologique de *C. sowerbyi* (Larambergue, 1945 cité dans Turquin, 2010 ; Acker and Muscat, 1976 et Colin and Delahaye, 1995). Leurs travaux ont montré que cette espèce possède deux modes de reproduction qui sont dits : sexué (stade méduse libre) et asexué (stade polype) (Fig.1.3). La reproduction sexuée des méduses se produit dès qu'elles atteignent la taille de 9-10mm (Colin and Delahaye, 1995). La fécondation étant externe, les œufs fertilisés se transforment en planula ou larves ciliées qui vont se déposer et se fixer sur un support avant de se métamorphoser en polype. Ce dernier, par la suite, va se reproduire d'une autre manière détaillée dans le paragraphe suivant (Matthews, 1966 ; Didžiulis, 2006).

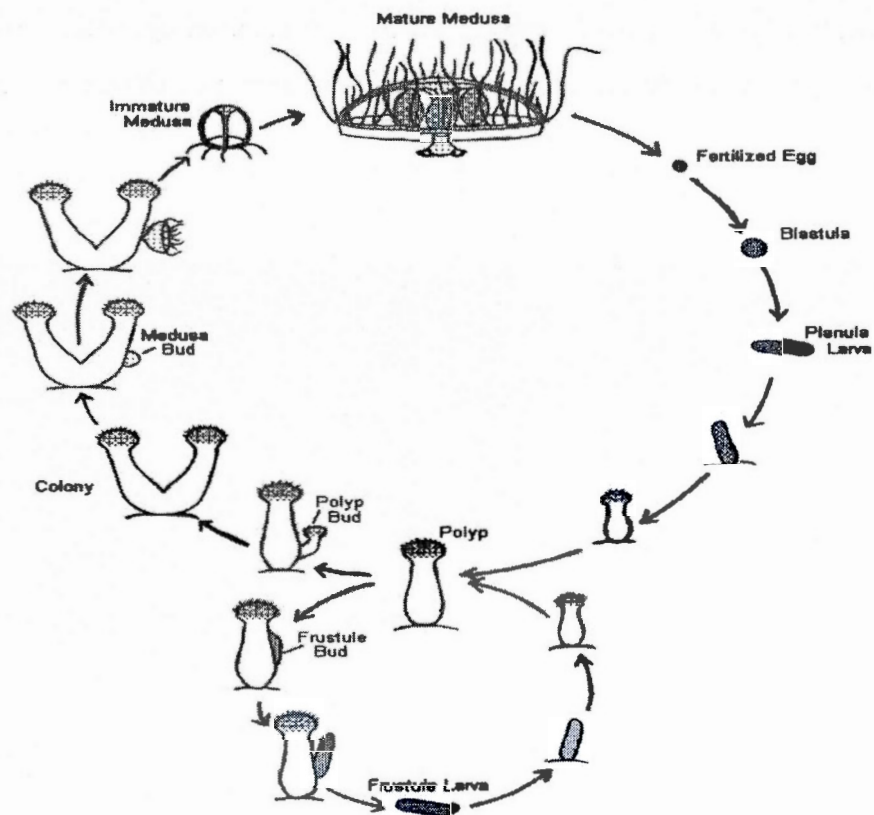


Figure 1. 3: Schéma du cycle de reproduction de *C. sowerbyi* (Lankester 1880).
 Source : <http://www.freshwaterjellyfish.org>

La reproduction asexuée se fait par strobilation et les polypes produisent : soit des bourgeons à hydranthes qui, sans se détacher, vont devenir de nouveaux polypes et former ainsi une colonie (les nouveaux et les parents partagent la même cavité gastrique) ; soit des frustules, qui en séparant du polype parent, vont se disperser et former une nouvelle colonie ; les polypes produisent aussi des méduses immatures par bourgeonnement lorsque les conditions environnementales sont plus propices (comme une augmentation de la température de l'eau) (Dethier and Kalbermatters, 1989 ; Silva and Roche, 2007).

Lorsque les conditions sont défavorables comme des températures de l'ordre de 6 °C (Dunham, 1941, cité dans Acker and Muscat, 1976) à 10 °C (McClary, 1959), le polype va s'enkyster et devenir un podocyste (forme de résistance soupçonnée responsable de la large distribution intercontinentale).

Il semblerait que ces deux modes de reproduction ne soient pas toujours responsables de la prolifération des méduses d'eau douce. En effet, en dehors de son pays d'origine (la Chine) où les deux sexes mâles et femelles coexistent, toutes les observations rassemblées, sur les méduses d'eau douce dans plusieurs habitats en Europe et Amérique du Nord, indiquent que les blooms consistent en des individus tous mâles ou femelles (Dexter *et coll.*, 1949 ; Pennak, 1956 ; Ramusino, 1972 ; Acker and Muscat, 1976 ; Boothroyd *et coll.*, 2002 ; Didžiulis, 2006). Cette constatation suggère que les blooms, observés dans ces régions du globe, résultent de la reproduction asexuée.

Bien que plusieurs chercheurs aient associé le changement dans les conditions environnementales (fluctuations des paramètres chimiques, hausses de température et quantité de nourriture disponible) aux blooms des méduses (Rayner, 1988 ; Slobodkin and Bossert, 1991; Boothroyd *et coll.*, 2002), le mystère entourant leurs apparitions irrégulières n'est pas encore résolu. À ce jour, seulement deux facteurs sont identifiés comme étant responsables du déclenchement de l'alternance de générations entre les polypes et les méduses:

- *La température :*

McClary (1959 ; 1961 et 1964) a étudié l'effet de la température d'une part, sur la reproduction et la croissance et d'autre part, sur la capacité de régénération chez les polypes, frustules et les méduses. Vu, que les méduses apparaissent essentiellement en été, l'auteur a réalisé des expériences sur des polypes pendant 120 jours à des températures variables (12 °C, 20 °C, 25 °C, 28 °C et 33 °C). Ainsi, il a pu démontrer

que la production des bourgeons médusaires n'est possible qu'à des températures allant de 26 °C à 33 °C et que celle des frustules et des polypes peut se faire qu'elle que soit la température de l'eau (nombre de bourgeons régénérés plus élevé pour les frustules que les polypes). De même, pour avoir pour une bonne croissance de jeunes polypes et une taille maximale des frustules, il faudrait que la température de l'eau ne dépasse pas 25 °C ; sinon le bourgeonnement végétatif est ralenti. Pour le stade méduse, la reproduction sexée est déclenchée à des températures de 28-29 °C (Xu and Wang, 2009).

- *Abondance de la nourriture*

Acker et Muscat (1976) ont avancé un autre inducteur de la reproduction qui est la disponibilité de la nourriture dans le milieu d'habitat des méduses. Ils ont observé qu'en présence d'une nourriture abondante, le bourgeonnement des frustules est rapide alors qu'en condition de jeûne, ce phénomène est ralenti.

D'après une étude réalisée par Terry Watkins, membre de l'équipe du Pr Peard (décrite sur le site web www.freshwaterjellyfish.org), ce facteur joue aussi un rôle important dans la grande dispersion des frustules puisque les larves produites à partir de colonies de polypes très nourris ont le potentiel de se disperser sur une plus grande distance des colonies mères.

1.1.3. Habitat et mode de vie

Depuis sa découverte en Europe, en fin du 19^e siècle, les chercheurs ont supposé que *C. sowerbyi* est d'origine américaine (à cause de sa cohabitation avec les plantes exotiques *Victoria regia* et *Eichhornia crassipes* qui proviennent de l'Argentine et du Brésil). Les travaux de Kramp (1951 et 1961) avancent une origine orientale et plus précisément chinoise en s'appuyant sur plusieurs arguments :

- La forte abondance de l'espèce dans la vallée de Yang Tze-Kiang (sur environ 2 000 km le long du fleuve et de ses affluents principaux) ;

- Les deux sexes sont observés en même temps dans les sites chinois ;
- La présence d'une autre méduse d'eau douce *C. sinensis*.

Quarante ans après, les études basées sur la biologie moléculaire confortent cette hypothèse (Fritz *et coll.*, 2009 ; Zhang *et coll.*, 2009).

Compte tenu de cette confirmation, nous avons cherché à comparer l'habitat d'origine et celui envahi par *C. sowerbyi*, mais les seules informations que nous avons pu trouver ont été tirées de l'article de Kramp (1951) et de celui de Xu et Wang (2009). Kramp décrit le site, en Chine où *C. sowerbyi* a été prélevé pour identification : Il s'agit d'un étang situé le long de la rivière Tatu (province de Kiating) qui mesurait 400 m de long et 30 m de large avec une profondeur de 2 m ; le fond est tapissé de sable et de gravier. L'eau est assez claire et la température ainsi que la concentration d'ions d'hydrogène de l'eau, au moment de prélèvement, était de 12 °C et 7,2 respectivement. Le deuxième site est un petit étang (situé à Ningbo dans la province du Zhejiang) dont la surface est 50m² et la profondeur est de 2-3 m (Xu and Wang, 2009). La température de l'eau au moment de blooms, pour ce deuxième site, est entre 28 et 30 °C, le pH est compris entre 7,0 et 7,9 et la transparence de l'eau est de 50 cm.

Ces caractéristiques ne diffèrent pas de celles observées en Europe et en Amérique sauf pour la température de l'eau dans le site décrit par Kramp (1951) qui est loin de l'optimum (19-30 °C) indiqué par Acker et Muscat (1976). Mais il se peut que ce soit un cas extrême et comme nous ne disposons pas d'autres exemples d'habitats dans cette région, il nous est difficile de dire si *C. sowerbyi*, qui vit dans les eaux Chinoises, a des préférences environnementales différentes que celles des méduses d'eaux douces américaines et européennes.

Bien que d'autres espèces de méduses d'eau douce aient été découvertes en Chine (genre *Craspedacusta*), en Inde et l'Afrique (genre *Limnognathia*), *C. sowerbyi* est la

seule qui présente une distribution mondiale (Fritz *et coll.*, 2009). Aujourd'hui, elle est citée parmi les espèces envahissantes cosmopolites (Rayner 1988 ; Dumont 1994 ; Stefani *et coll.*, 2010). Effectivement, partant de son habitat oriental, cette espèce a pu coloniser l'ensemble des continents (régions subtropicales et tempérées) excepté l'Antarctique (Parent, 1982 cité dans Turquin, 2010 ; Dexter *et coll.*, 1949 ; Fish, 1971 ; Dumont, 1994 ; Colin and Delahaye, 1995 ; Balók *et coll.*, 2001 ; Fritz *et coll.*, 2007 ; Ortega-rubio, 2009 ; Oscoz *et coll.*, 2010 ; Figueroa and De los Rios, 2010 ; Jakovcev-Todorovic *et coll.*, 2010 ; Oscoz *et coll.*, 2010 ; Stefani *et coll.*, 2010 ; Bekleyen *et coll.*, 2011 ; Gasith *et coll.*, 2011 ; Gophen and Shealtiel, 2012 ; Lucas *et coll.*, 2011 ; Dalarce *et coll.*, 2013). Mais il n'existe actuellement que peu d'indications quant aux périodes de pullulations dans les zones tropicales ou subtropicales (Silva and Roche, 2007).

Selon l'hypothèse la plus défendue par la communauté scientifique, l'invasion des espèces exotiques a été, en grande partie, due à la mondialisation et les échanges commerciaux à travers le globe (des plantes et poissons pour aquariums, entre autres, sur lesquels peut se fixer la forme enkystée). À cela, plusieurs raisons sont proposées pour expliquer l'augmentation de l'aire de distribution de *C. sowerbyi* :

- La capacité d'avoir plusieurs formes de reproduction végétative, la survie et l'adaptation à de nouveaux environnements sans ou avec une reproduction sexuée limitée (et ses avantages génétiques). Sans oublier la capacité de survivre à des conditions défavorables en produisant une couche de chitine durable et résistante. Cette dernière peut être facilement transportable en plus de survivre jusqu'à 40 ans (Acker and Muscat 1976 ; Bouillon and Boero, 2000b ; Fritz *et coll.*, 2007).
- L'accès de plus en plus facile aux lacs et l'augmentation des activités aquatiques récréatives conduisent à un accroissement de signalement d'autant

plus que la population est de plus en plus avertie de l'existence des méduses d'eau douce.

En ce qui concerne les facteurs limitants de cette espèce, Acker et Muscat (1976) font mention de la température de l'eau et la disponibilité de la nourriture. Cependant, Harrel (2002) indique que la modification de la température de l'eau est plus contraignante pour les méduses d'eau douce puisque ces dernières ont disparu entièrement lorsque la température de l'eau a chuté à 21 °C, et ce, bien que les zooplanctons fussent abondants. Concernant les polypes, la forte turbidité et la non-disponibilité de nourriture pourraient être des facteurs limitants (Payne, 1926).

Dans les zones tempérées, l'augmentation de la production coïncide généralement avec les températures les plus chaudes (Purcell, 2005) et donc certains chercheurs avancent que le changement climatique récent est un facteur supplémentaire responsable de l'étendue de la distribution locale des méduses puisque le réchauffement global peut favoriser le déclenchement de la métagenèse. D'ailleurs, Lundberg et Svensson (2003) mentionnent cet argument pour expliquer le phénomène d'invasion des méduses en Suède, car le nombre de lacs envahis est passé de deux (1969 et 1994) à 11 lacs et une rivière en 2002 (les températures de l'eau sont exceptionnellement de 23-25 °C). D'après cet auteur, l'invasion suédoise par *Craspedacusta* a été facilitée par le changement climatique récent.

- *Quel est l'habitat des deux formes de vie des méduses d'eau douce ?*

En ce qui concerne le mode de vie de *C. sowerbyi*, la forme méduse habite toutes sortes de plans d'eau douce : artificiels (réservoirs, aquariums), habitats dits lenticques (mares, étangs, lacs, marécage... etc.) et lotiques (eaux courantes continentales). La durée de vie pour ce stade est estimée entre 34 à 51 jours (Gang *et coll.* 2006 cité dans Didžiulis and Żurek, 2013) pendant lesquelles, le comportement des méduses est influencé par l'intensité de la lumière et quantité de la nourriture disponible (Adams,

2009) : elles vivent à quelques mètres de la surface là où la nourriture est abondante puis descendent vers le fond lorsqu'il y a moins de lumière ou nourriture. Leur alimentation inclut les Daphnies, Artemia, les larves de moustiques, les vers de vase et d'autres planctons. Les tolérances physico-chimiques sont les suivantes : des températures variables de 15 à >30 °C avec un optimum entre 19-30 °C ; tolérance zéro pour la salinité et ils sont résistants à l'hypoxie (mortalité observée à des concentrations d'oxygène dissous < 0,26 mg/dm³).

La forme polype, peut tolérer des températures allant de 6-10 °C à 30 °C (température au-dessus de laquelle, le polype se désintègre) avec un optimum de 19-25 °C (Acker and Muscat, 1976). La colonie peut compter 2-4 individus, mais rarement sept polypes (de 5 à 8 mm de long) (Pennak, 1989). Ces micro-organismes colonisent différents fonds : sableux, graviers, roches et des morceaux de bois (parfois caché par des incrustations argileuses en cohabitation avec des bryozoaires) ; leur nourriture est constituée d'algues, nématodes, oligochètes, crustacés, acariens de l'eau, insectes et arachnides (Bushnell and Porter, 1967, Izawa (1998, 2004) cité dans Lewis *et coll.*, 2012). Ils peuvent atteindre des densités de 70 individus/m² et 3000 individus/m² (Didžiulis and Żurek, 2013). Alors que les frustules se développent en réponse à des rapports élevés en nourriture et leur tolérance pour la température est de 10-12 à 33 °C avec un optimum de 25-27 °C.

Par ailleurs, l'apparition des méduses est un indicateur de présence des polypes alors que l'inverse n'est pas toujours vrai et la majorité des observations recueillies concerne la forme méduse donc il se peut que les polypes présentent une distribution géographique bien plus grande. Pourtant, Bekleyen et ses collaborateurs (2001) affirment que le stade méduse peut s'observer sans que le stade polype soit présent (le cas du lac Kralkizi Dam en Turquie) toutefois, ces auteurs n'ont pas justifié comment les méduses sont apparues dans ce lac et leur hypothèse de propagation aérienne, du

stade méduse, semble difficile à soutenir sachant que la durée de vie maximale que ce stade a pu attendre est 39 jours (Pennak, 1959).

Il faut rappeler que toutes ces informations, sur les préférences alimentaires et la tolérance aux variations de température, ont été obtenues grâce aux études dans les laboratoires et ce qui se passe dans leurs milieux naturels reste encore inexploré.

1.1.4. Impact sur la chaîne trophique

Une des caractéristiques communes chez beaucoup d'espèces invasives est leur capacité d'exploiter rapidement les ressources et de mettre en péril les écosystèmes (Ricciardi *et coll.*, 2012 ; Dick *et coll.*, 2013). Dans ce cas quel danger peut courir les populations indigènes suite à l'invasion, de nos écosystèmes aquatiques, par *C. sowerbyi* ? Lors des pullulations de cette méduse, les densités sont normalement élevées et elles peuvent atteindre des densités de 1000 individus/m² (Jankowski, 2000). Notons cependant, que cette densité est variable selon le lieu d'observation : 0,95 individu/ m² au Mexique (Moreno-Leon and Ortiga-Rubio, 2009) et 20 à 30 individus en Lituanie (Arbaciauskas *et coll.*, 2005). Cette différence pourrait être expliquée par la difficulté d'estimer la densité surtout que, par leur mode de vie, les méduses ne sont pas toutes actives en même temps (un groupe d'individus reste au fond tandis que d'autres remontent en surface). Afin de répondre à la question posée au début de ce paragraphe, nous avons essayé de rassembler toutes les informations disponibles sur l'impact de l'apparition soudaine de cette méduse. Malheureusement, nous n'avons pas pu trouver des études réalisées dans leur environnement naturel (avant et après les blooms) pour évaluer leur réel impact la communauté du zooplancton dont ils se nourrissent.

Les seules données disponibles proviennent d'expériences menées en microcosmes dont voici les résultats obtenus. Certains scientifiques considèrent *C. sowerbyi* comme un grand prédateur de zooplancton en raison de la pression de prédation sur

des espèces et des tailles particulières (Spadinger and Maier, 1999 ; Figueroa and De los Rios, 2010 ; Smith and Alexander, 2008). Cette espèce est capable d'ingérer des tailles comprises entre 0.1 et 3,0 mm, mais leurs préférences alimentaires sont surtout pour les tailles entre 0,4 et 1,4 mm et les proies actives comme les copépodes. Ils sont aussi capables de tuer des proies plus grandes sans les manger (Dodson and Cooper, 1983). À la lumière de ces résultats, on se demande si les fortes densités des méduses ne risquent pas de déstabiliser la structure de la chaîne trophique puisque le taux d'exploitation est de 0,2 proie/ dm³ /jour pour une densité d'une méduse/m³ (Spadinger and Maier 1999). Aussi d'après Jankowski (2000), 13 % de la ressource en copépodes et 39 % en bosmines sont soit mangés ou tués par les méduses d'eau douce. Dumont (1994) soulève le risque de baisse d'abondance pour certaines espèces de poissons qui vivraient dans le même habitat lors des blooms et dont les œufs se trouvent dans la gamme de tailles de préférences des méduses.

Cet avis n'est pas partagé par les scientifiques européens et états-uniens qui soutiennent le contraire. Pour ces derniers, les pullulations de *C. sowerbyi* n'ont pas un grand impact sur la chaîne trophique puisque leur effet (diminution potentielle des rotifères du genre *Asplanchna*), s'il y a lieu, est limité par leur occurrence sporadique et leur très courte durée de vie au stade méduse (Dodson and Cooper, 1983; Boothroyd *et coll.*, 2002).

Notons que *C. sowerbyi* est considérée comme un super prédateur, car il n'existe qu'un seul animal qui peut la manger et qui est l'écrevisse américaine du genre *Orconectes* (Dodson and Cooper, 1983). Donc pour ces chercheurs, les effets d'une invasion de méduses, sur la communauté des copépodes, combinée à celle des poissons (prédateurs de zooplanctons aussi) peuvent être néfastes compte tenu de la très faible interaction entre ces deux prédateurs. Nous n'avons pas trouvé d'étude de parasitologie et les seules informations sur ce sujet sont données par Payne qui a évoqué la présence de nombreuses amibes sur les méduses mortes (Payne, 1924 cités

dans Matthews, 1963) et par Matthews (1963) qui a aussi rapporté la présence d'un flagellé non identifiable sur les méduses mortes.

1.2. Présence de *Craspedacusta sowerbyi* au Canada

Comme nous l'avons indiqué ci-dessus, *C. sowerbyi* est arrivée jusqu'en Amérique du Nord (rien qu'aux États-Unis, elle a été observée dans 43 sur 50 États (McKercher, 2014)). Pour le Canada, la première découverte, de cette espèce, a été signalée par Fantham et Porter en 1938 (cité dans Wiggins *et coll.*, 1957) dans le lac Horseshoe près de Sainte-Agathe-des-Monts (province du Québec). Par la suite, elle est apparue, en 1955, dans la province d'Ontario (Wiggins *et coll.*, 1957) et depuis, les signalements se sont succédé dans plusieurs lacs et rivières du Canada. McAlpine et ses collaborateurs (2002) citent différentes régions dans trois provinces (Québec, Ontario et Nouveau-Brunswick) où les méduses d'eau douce ont été localisées (environ 47 lacs, étangs et rivières). Dans certains lacs, les blooms étaient observés sur différentes années par exemple, dans le cas du port de Parry Sound de la baie géorgienne (province d'Ontario) : octobre 1952 ; juillet-août 1980 et septembre 1998. Actuellement, les informations disponibles concernant la présence de *C. sowerbyi* dans les autres provinces canadiennes sont limitées et nous n'avons trouvé que deux provinces qui viennent s'ajouter à la liste de McAlpine et qui sont la Colombie-Britannique (où les premiers signalements datent seulement de 2003) et le Manitoba (où les méduses sont apparues en 1972 puis en 2010 et 2012) (www.freshwaterjellyfish.org).

L'intérêt pour l'étude de *C. sowerbyi* vient du fait qu'elle est actuellement une source de problèmes potentiels pour le continent nord-américain (Fish, 1971 ; McAlpine *et coll.*, 2002 ; Jakovcev-Todorovic *et coll.*, 2010). Effectivement, bien que *C. sowerbyi* ne soit pas une réelle menace pour l'humain lui-même (Rochefort *et coll.*, 2012), son incroyable prolifération à travers les lacs du Québec peut avoir quelques répercussions sur les milieux aquatiques tels qu'une restructuration de la composition

des zooplanctons par la réduction de l'abondance des bosminidés et copépodes cyclopoides. Ces derniers jouent un rôle important dans l'alimentation de certains poissons, comme l'expliquent Gasith *et coll.* (2011), et leur déclin peut affecter l'abondance de ces poissons et par conséquent il pourrait y avoir un impact négatif sur la pêche.

1.3. Les lacunes sur l'état de connaissance

L'intérêt pour cette espèce est accru depuis sa découverte et cela fait 134 ans qu'elle est très étudiée : description morphologique des deux phases de vie, cycle de reproduction, régime alimentaire, phylogénie, son impact écologique... etc. Elle est considérée comme un bon indicateur pour la qualité de l'eau puisque ses différents stades de vie présentent une certaine sensibilité liée aux facteurs environnementaux (Acker and Muscat, 1976). Mais toutes ces études s'étant appuyées sur des travaux en milieu contrôlé, il existe très peu d'informations sur son écologie en milieu naturel (McAlpine *et coll.*, 2002).

La majorité des études publiées ne sont que des recensions des apparitions géographiques de la forme méduse (Duggan and Eastwood, 2012) et il subsiste des lacunes sur la distribution géographique réelle des polypes, les mécanismes responsables du bourgeonnement des méduses à partir des polypes, l'impact réel sur les zooplanctons... etc. La littérature étant minime, il est assez difficile de réellement connaître les causes exactes de la prolifération grandissante ainsi que certaines caractéristiques propres à cette méduse.

En lien avec ce qui est cité ci-dessus, des recommandations ont été faites pour étudier l'effet des facteurs environnementaux, autres que la température, qui peuvent y être associées comme les éléments nutritifs, pH, transparence de l'eau... etc. (Rayner 1988 ; Boothroyd *et coll.* 2002 ; Smith and Alexander, 2008). Acker et Muscat (1976), en se basant sur les observations de Uchida (1955), font référence au rôle du

pH dans la survie du stade méduse sans préciser les seuils de tolérance de l'espèce vis-à-vis de ce facteur.

Les inquiétudes par rapport à ces proliférations et leurs distributions géographiques croissantes, nous apparaissent légitimes étant donné la tendance actuelle de l'accumulation des éléments nutritifs dans nos écosystèmes d'eau douce (liés à l'activité humaine), conjointement à l'augmentation de la température de l'eau des lacs (une des conséquences du changement climatique que nous allons expliquer par la suite) dont l'effet sur le cycle de la reproduction a été discuté auparavant.

Dans le cadre de ce travail, nous adoptons cette recommandation et nous intéressons d'une part à identifier ces facteurs environnementaux et d'autre part à utiliser les résultats obtenus pour essayer de savoir avec précision dans quel type de lac ou autre source d'eau douce, elles peuvent se développer.

1.4. Concepts théoriques

Il semblerait que le développement et la diversité des moyens de transport ont augmenté les probabilités qu'une région soit infestée par les espèces envahissantes qui ont considérablement modifié les écosystèmes lacustres, surtout leurs biodiversités (Ricciardi and Rasmussen, 1999 cités dans Ricciardi and MacIsaac, 2011). Aussi, la colonisation (ou l'implantation) d'une espèce dans un nouveau territoire est liée aux conditions environnementales telles que les caractéristiques abiotiques du milieu (nécessité d'un habitat favorable) et à son degré de tolérance par rapport aux variations de ces conditions (Hytec, 2010).

Dans ce contexte, les proliférations grandissantes de *C. sowerbyi* pourraient être liées aux perturbations environnementales dues au changement climatique que connaît le Québec. Ces dernières années, les climatologues rapportent des changements significatifs dans le climat qui se traduisent par une augmentation aussi bien de la température de l'air (0,2 à 0,4 °C par jour en dix ans se traduisant par le

raccourcissement de la saison de gel) que des précipitations (une hausse du nombre de journées pluvieuses et des chutes de neige moins importantes) dans la région sud du Québec (Desjarlais *et coll.*, 2010). Ils prédisent aussi une diminution de la couverture de glace à cause de la fonte de la neige et donc il y aurait un réchauffement des eaux de surface et avancement de la stratification estivale : Austin et Colman (2007) indiquent que pour la période de 1979 à 2006, la stratification estivale commençait plus tôt dans l'année au fil des ans à un taux d'environ une demi-journée par an. Un démarrage anticipé de la saison stratifiée augmente considérablement la période pendant laquelle le lac se réchauffe pendant les mois d'été et peut favoriser l'apparition des blooms de méduses.

Des études ont montré que dans le passé, une augmentation de la température de l'air avait un impact direct sur le paysage autour des lacs puisque les forêts (clairsemées auparavant) se sont densifiées et parmi les conséquences de cette densification, il y avait l'augmentation du pH et de l'apport en matière organique par les eaux de ruissellement (MacDonald *et coll.*, 1993). La décomposition de cette dernière entraîne le changement de la couleur d'eau par l'augmentation des concentrations en carbone organique dissous. Ce scénario se répètera probablement avec les changements dont parlent sans cesse les chercheurs en climatologie.

En fin de compte, les caractéristiques des eaux des lacs vont refléter cet impact à travers, d'une part, les apports excessifs en nutriment (phosphore) qui affectent plusieurs facteurs tels que la chlorophylle et la turbidité ; et d'autre part, la modification de la température des eaux de surfaces qui dépend en grande partie des paramètres morphométriques (altitude, superficie et profondeur des lacs). Sans oublier, un potentiel abaissement de la thermocline à cause d'une plus longue pénétration de la lumière ultraviolette risque d'affecter les communautés de zooplanctons (source de nourriture des méduses d'eau douce) (Snucins and Gunn 2000).

Dans cette section, nous présentons, un ensemble de variables environnementales que nous jugeons capable (soit seuls, soit combinés) d'affecter la présence de méduse et les liens qui existent entre ces différents facteurs (Fig.1.4). Le choix de ces variables vient du fait de l'importance de leur incidence sur l'abondance des communautés planctoniques lacustres (Longhi and Beisner 2009), dont les méduses font partie. Il s'agit d'une part de facteurs morphométriques des lacs et plus précisément la profondeur, la superficie, l'altitude et le périmètre et d'autre part, de facteurs physico-chimiques : Chlorophylle *a*, carbone organique dissous, phosphore total, pH, et transparence de l'eau.

Morphométrie :

Les caractéristiques morphométriques d'un lac, particulièrement la superficie, la profondeur et le volume d'eau sont d'importants facteurs pour la productivité de cet écosystème (Ryder 1978 cités dans Lévêque and Quensièr, 1988 ; Wetzel, 2001). En effet, la grande productivité des petits lacs peu profonds est due à l'importance de la zone d'interface eau-sédiment par volume d'eau (Wetzel, 2001). Généralement les lacs peu profonds, sont pourvus de zones d'herbiers qui peuvent occuper des surfaces importantes et constituer un support et refuge pour les invertébrés (Lévêque and Quensièr, 1988).

Ces facteurs (surface et profondeur des lacs) ont été identifiés comme éléments prédictifs importants de la température de l'eau de surface de l'eau (Kettle *et coll.*, 2004 ; Snucins and Gunn 2000). Ainsi, plus le lac est grand et profond plus les eaux de surface ont tendance à être fraîches et vice versa (en tenant compte évidemment que d'autres facteurs, tels que l'emplacement géographique et des conditions climatiques, sont égale).

Par ailleurs durant l'hiver, l'anoxie est plus fréquente dans les lacs moins profonds des régions tempérées ce qui peut affecter la survie des polypes. Les conditions

climatiques d'un lac dépendent aussi de son altitude qui influence la température des eaux, la lumière, le vent et les précipitations (Morris *et coll.* 1995 ; Kolding and Zwieten, 2006) et par conséquent, il agit sur la productivité du milieu.

En considérant ce qui précède, la morphométrie a un effet important sur plusieurs paramètres biologiques et physiques et peut être associée à l'occurrence des blooms de méduses, mais elle n'est pas la seule et d'autres variables devraient être prises en compte.

Apport en éléments nutritifs et la Chlorophylle "a" (Chla) :

Quant au second point, il n'y a aucune donnée relative au lien direct entre les apports en éléments nutritifs (phosphore et azote) et la présence de méduse dans les lacs. Toutefois, il est admis que ces éléments renseignent sur le niveau trophique des lacs et que la Chla indique grossièrement la biomasse phytoplanctonique. Nous allons nous limiter à étudier l'impact de l'apport en phosphore total (PT), car il a été démontré que le phosphore est le principal facteur limitant pour la biomasse des lacs et aussi le manque de données d'azote pour l'ensemble des lacs étudiés nous oblige à ignorer ce facteur. Selon les travaux de Prairie *et coll.* (1989) la relation entre la Chla et le PT est très importante puisque les fortes concentrations en chlorophylle sont observées dans les lacs à faible rapport NT:PT. À ceci, Mazumder et Havens (1998) ajoutent que la force de cette relation est importante, quelles que soient les régions où se trouvent les lacs et elle est conditionnée par la taille et la nature des communautés peuplant les lacs.

Bien que les méduses se nourrissent des zooplanctons (Spadinger and Maier, 1999), nous n'allons pas étudier la composition des zooplanctons ni leurs biomasses (faute de disponibilité de données) pour savoir leur impact sur la présence des méduses et l'irrégularité des pullulations. Mais nous allons nous appuyer sur la Chla pour essayer de déduire si la disponibilité de la nourriture est responsable de ce phénomène.

La transparence de l'eau :

L'autre facteur important est la transparence de l'eau qui est évaluée par le degré de turbidité dans les lacs : plus l'eau est turbide, moins il est transparent (Hannouche *et coll.*, 2010). Ces mêmes auteurs avancent que la turbidité est aussi dépendante des paramètres morphométriques, ou caractéristiques géométriques comme la superficie et la profondeur.

Les modifications de ce facteur peuvent avoir plusieurs impacts *C. sowerbyi*. En premier lieu, les conséquences d'une forte turbidité peuvent être dramatiques, allant jusqu'à l'étouffement des polypes (Acker and Muscat, 1976). Ensuite, l'atténuation de la lumière, par les particules en suspension, peut avoir un autre effet sur la reproduction asexuée des méduses d'eau douce. Des études sur les méduses océaniques ont signalé l'importance de la lumière pour la strobilation puisqu'une forte intensité lumineuse et une photopériode longue accélèrent ce phénomène chez les polypes de *Aurelia aurita*, *Chrysaora quinquecirrha* (Loeb, 1973 ; Purcell, 2007 ; Liu, Lo *et coll.*, 2008). La lumière combinée avec des températures élevées détermine la taille de la population de ces méduses.

Les eaux transparentes sont aussi importantes pour la phase méduses et spécialement pour leur activité de natation. Effectivement, en présence d'une forte intensité lumineuse et une nourriture abondante, la méduse devient très active (59,8 impulsions/min) et cette activité dure plus longtemps que dans les milieux sombres et appauvris (Adams, 2009). Aussi, les recherches de Deacon et Haskell (1967) ont montré que cette espèce commence son activité de migration verticale en fonction de la lumière : les méduses sont inactives durant la nuit et demeurent au fond du lac jusqu'au début de la matinée, mais, et au fur et à mesure que la lumière du soleil traverse l'eau elles commencent à nager vers la surface (pour se nourrir probablement). Donc la lumière agit sur leur fonction de pulsation sinon elles restent inactives dans les eaux moins éclairées.

Carbone organique dissous :

Enfin, le dernier facteur dont l'effet sera étudié est la concentration du carbone organique dissous. Dans les prochaines sections, nous allons utiliser le symbole DOC (Dissolved Organic Carbone) pour désigner ce facteur. Ce dernier résulte de la production primaire générée par les cyanobactéries, les algues et les plantes, aussi bien dans les milieux humides (rivières, des ruisseaux, lacs) que dans la zone terrestre, sans oublier les eaux souterraines du bassin versant qui se déversent par la suite dans des milieux humides (Wetzel, 2001). La concentration du carbone organique dissous réfractaire peut varier entre les lacs en raison de la différence dans les quantités de zones humides et les quantités de végétation littorale (Wetzel 1990 cité dans Wetzel, 2001).

L'apport élevé du DOC entraîne la dystrophie des lacs (Rasmussen *et coll.* 1989 ; Gergel *et coll.* 1999 cités dans Beisner *et coll.*, 2003) et même que les composés DOC entraînent une coloration de l'eau et peuvent avoir l'impact le plus significatif sur la production primaire (Beisner *et coll.*, 2003 ; Karlson *et coll.*, 2009) en raison de l'abaissement de la thermocline et de la création d'un obstacle à la pénétration de la lumière du soleil (Snucins and Gunn 2000). Par ailleurs, le DOC peut exister sous forme colloïdale (donc la turbidité augmente aussi) et peut influencer fortement les processus de sédimentation par la formation agrégative de grandes particules (McCave, 1984 cités dans Jairy and Chesterikoff, 1997) ainsi qu'inhiber la croissance des méduses par une forte sédimentation comme nous l'avons soulevé auparavant.

Afin de voir une meilleure visualisation et une compréhension du système étudié, toutes les interactions, possibles ou potentielles, entre ces différents éléments sont représentées dans la figure 1.4 ci-dessous.

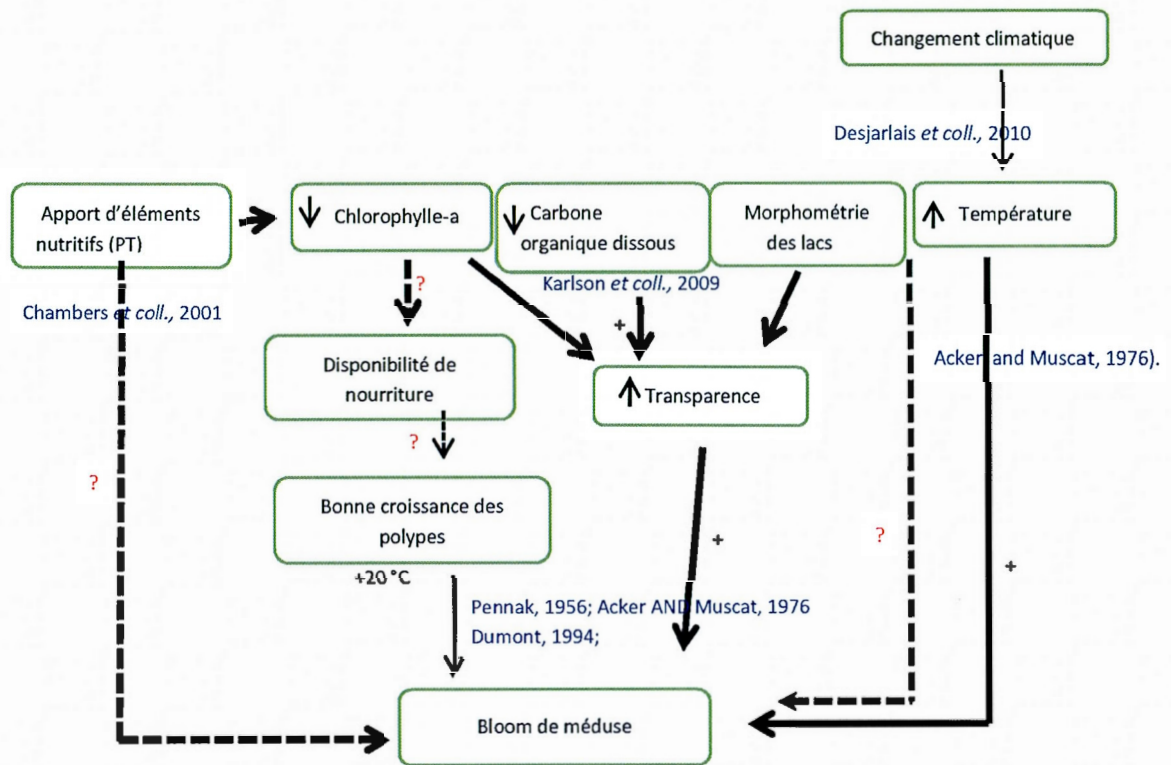


Figure 1.4 : Représentation schématique du concept théorique adopté pour ce projet de recherche. La morphométrie des lacs que nous représentons inclut : l'air du lac, la profondeur, l'altitude et le périmètre.

Légende : — : Relation entre ces paramètres déjà établie par des études antérieures. - - - ? : Relation inconnue et qui sera déterminée par la présente étude. + : Effet positif et connu.

CHAPITRE 2

CRASPEDACUSTA SOWERBYI AU QUÉBEC

2.1 OBJECTIFS

Le but général de cette étude est d'améliorer les connaissances sur l'apparition soudaine et irrégulière des méduses d'eau douce dans les lacs du Québec et d'explorer la possibilité de déterminer à quel groupe (invasion ou non) peut appartenir un lac dont le statut d'invasion par des méduses est inconnu, en se basant sur les similitudes environnementales.

L'approche générale adoptée est une recherche synthétique interprétative, car les connaissances sur les mécanismes qui agissent sur ce phénomène sont très limitées. Actuellement, seul le rôle de la température de l'eau, facteur déclencheur de la reproduction de méduse d'eau douce, est établi.

Par conséquent, à l'aide des observations collectées, nous allons tenter d'expliquer le phénomène de prolifération des méduses. Au début, nous allons voir la distribution géographique de cette hydroméduse dans la province du Québec et ensuite nous essayerons de répondre à deux questions qui nous ont interpellées :

- Quelle est l'influence des facteurs environnementaux sur la prolifération des méduses d'eau douce dans les lacs québécois?
- Peut-on catégoriser les types de lacs du Québec sur la base de la présence des méduses d'eau douce?

2.2. APPROCHE MÉTHODOLOGIQUE

2.2.1. Site d'étude

Les lacs étudiés sont choisis sur la base des informations concernant la présence, actuelle ou passée, des méduses d'eau douce. La figure 2.1 montre la zone d'étude et

les tableaux (présentés dans l'annexe 2) listent les noms de tous les lacs étudiés avec leurs coordonnées géographiques (la présence et l'absence des méduses sont indiquées par 1 et 0 respectivement).

Le site d'étude est caractérisé par un climat continental humide avec, d'une part, une saison estivale chaude et légèrement humide et d'autre part, une saison hivernale longue et froide (GEIGER, 2000 cités dans CREDDO, 2004; MRNF, 2006a; MRNF, 2006 b). Grâce à leurs nombreux atouts, ces régions ont connu un développement d'activités humaines qui ont laissé un impact non négligeable sur ces ressources biologiques et hydrologiques telles que l'artificialisation des rives affectant la qualité de l'eau des lacs (MRNF, 2006b). Un important réseau routier (routes principales et secondaires) contribue à relier ces différentes régions entre elles et les rend accessibles à la population. Beaucoup de ces lacs ont été domestiqués et des habitations ont été installées autour des lacs (à titre d'exemple nous citons le lac Labelle où 82 % des bandes riveraines sont habitées et seulement 12 % sont laissées à l'état naturel (Organisme de bassins versants des rivières Rouge, Petite Nation et Saumon, 2014). En ce qui concerne la couverture végétale, les conditions climatiques ont permis une diversification floristique où se mêlent les conifères, les feuillus en plus d'arbuste et plantes aquatiques (www.mrnf.gouv.qc.ca/territoire).

2.2.2. Méthode de collecte de données

Les études antérieures ont montré que la forme méduse apparaît soudainement et ne dure que brièvement (ne réapparaissant pas forcément l'année suivante) donc il ne nous a été impossible d'effectuer l'échantillonnage des méduses pour étudier leur abondance. De plus, étant donné le nombre très élevé de lacs étudiés nous n'avons pas pu faire les mesures de données environnementales. Donc notre base de données a été mise en place comme il est décrit ci-dessous :

2.2.2.1. Présence de *Craspedacusta sowerbyi* au Québec

La carte de distribution spatiale des méduses d'eau douce a été réalisée sur à partir de la collecte de tous les signalements de *C. sowerbyi* dans les lacs de la province du Québec sur une période d'années allant de 1938 à 2012. Pour répertorier ces lacs, nous avons eu recours à diverses sources dont les plus importantes sont deux sites internet dédiés aux méduses d'eau douce :

- Freshwater jellyfish <http://www.freshwaterjellyfish.org> ;
- Québec Méduses <http://www.tonylesauteur.com>

Les informations contenues dans ces deux sites web ont été majoritairement obtenues grâce à la participation volontaire des citoyens qui ont répondu à l'appel lancé par Dr Terry Peard, ancien professeur de l'Université d'Indiana en Pennsylvanie (États-Unis). Les volontaires remplissent un formulaire contenant les informations sur le participant lui-même, la date et le lieu de l'observation, et si possible l'envoi d'un échantillon au laboratoire du Dr Peard. Le deuxième site web est mis en place par un passionné d'écologie et là encore, le participant envoie les mêmes informations que précédemment. Des informations additionnelles ont été collectées auprès des associations des lacs et des municipalités.

2.2.2.2 Les données environnementales

Pour étudier l'influence de facteurs environnementaux sur l'apparition de *C. sowerbyi*, nous avons sélectionné 63 lacs en fonction de la disponibilité de données environnementales (Fig. 2.1). Ils sont principalement situés dans cinq régions : les Laurentides (n = 39), l'Estrie (n = 7) + Lanaudière (n=1) + Montérégie (n=2) et l'Outaouais (n = 14). Dans le but d'explorer ce qui se passe dans les lacs où aucun bloom de *C. sowerbyi* n'a été signalé, nous avons choisi presque le même nombre de lacs dans les trois différentes régions citées ci-dessus (il y a un lac de plus dans la liste des lacs sans méduses totalisant 64 lacs).

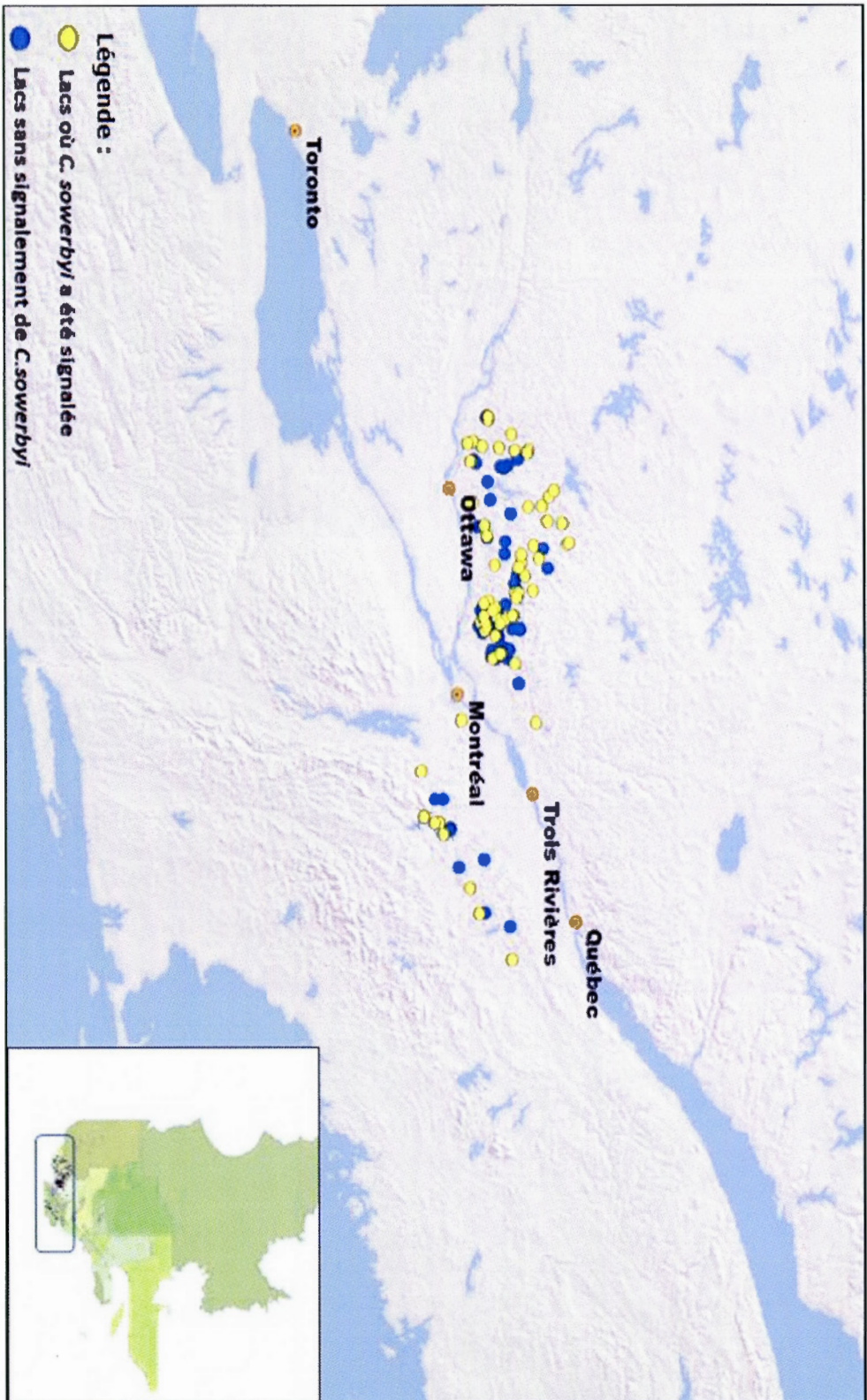


Figure 2.1 : Localisation géographique des lacs étudiés dans la province du Québec (carte réalisée à l'aide du logiciel ArcGIS 10).

Il s'agit des facteurs environnementaux cités dans la section précédente à savoir : l'altitude, la superficie (que nous désignons par le terme surface de lac dans les sections suivantes), le périmètre du lac, la profondeur maximale, la transparence (profondeur du disque du Secchi), la chlorophylle *a* (Chla), le phosphore total (PT) et le carbone organique dissous (DOC). Les données physico-chimiques utilisées pour cette étude correspondent à la moyenne de concentrations mesurées au niveau de chaque lac (résumé présenté dans les tableaux 2.1a et 2.1b). L'ensemble des données est présenté dans les tableaux de l'annexe 2.

Pour le besoin de notre étude, nous avons eu recours à plusieurs sources pour collecter l'information requise concernant les lacs mentionnés dans la section précédente. Tout d'abord, une partie de ces données ont été collectées par plusieurs chercheurs pour différents projets de recherche sur plusieurs années et qui ont beaucoup travaillé sur les lacs de nos régions d'étude (base de données des chercheurs du groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique : GRIL) dont voici quelques publications : Pinel-Alloul *et coll.*, 2002 ; Orihel *et coll.* 2012. Pour les lacs dont le GRIL ne possédait pas l'information, nous avons complété les données physico-chimiques à partir de la base de données :

Du Ministère du Développement durable, de l'Environnement, de la Faune et des Parcs (MDDEFP) qui sont disponibles en ligne. (MDDEFP, 2002a). (www.mddefp.gouv.qc.ca/eau/rsvl/index.htm)

Des Conseils régionaux en environnement (CRE) et principalement du CRE Laurentides et CREDDO (Conseil régional de l'environnement et du développement durable de l'Outaouais) (Simoneau et Ouellet, 2004 ; Raymond, 2007 ; Carignan, 2008 ; Chouinard, 2009 ; Gallerand, 2010a et 2010 b ; GENIVARD, 2012).

Il est important de signaler que ces données proviennent de plusieurs études donc les années sont différentes (par exemple c'est de 2003 à 2013 pour les données prises du site du MDDEFP). Aussi, les mois d'échantillonnage ne sont pas toujours les mêmes,

mais c'est généralement entre juin et septembre et cela coïncide avec la période d'apparition des blooms.

Tableau 2.1a: Résumé statistique des huit variables environnementales utilisées pour les lacs avec présence de *C. sowerbyi*.

| Variables | Maximum | 3e quartile | Médiane | 1er quartile | Minimum | Moyenne | Écart-type |
|----------------|---------|-------------|---------|--------------|---------|---------|------------|
| Altitude (m) | 449,00 | 306,00 | 261,00 | 220,00 | 98,00 | 269,38 | 74,23 |
| Surface (ha) | 2211 | 306,78 | 107,95 | 42,05 | 6,4 | 241,70 | 393,89 |
| Périmètre (km) | 47,98 | 17,34 | 7,67 | 4,38 | 1,02 | 11,73 | 10,41 |
| Zmax (m) | 67,10 | 36,40 | 22,30 | 13,00 | 2,10 | 26,15 | 16,57 |
| Chla (µg/l) | 8,19 | 3,74 | 2,50 | 1,80 | 1,00 | 2,99 | 1,64 |
| Secchi (m) | 8,10 | 5,20 | 4,40 | 3,40 | 1,60 | 4,51 | 1,49 |
| PT (µg/l) | 32,25 | 10,10 | 7,00 | 4,60 | 1,60 | 7,88 | 5,17 |
| DOC (mg/l) | 11,67 | 5,30 | 4,60 | 3,80 | 2,20 | 4,78 | 1,57 |

Tableau 2.1b: Résumé statistique des huit variables environnementales utilisées pour les lacs sans présence de *C. sowerbyi*

| Variables | Maximum | 3e quartile | Médiane | 1er quartile | Minimum | Moyenne | Écart-type |
|----------------|---------|-------------|---------|--------------|---------|---------|------------|
| Altitude (m) | 475,00 | 356,75 | 272,50 | 206,50 | 146,00 | 282,64 | 89,89 |
| Surface (ha) | 3238 | 141 | 57 | 25,675 | 5,6 | 181,47 | 454,91 |
| Périmètre (km) | 286,43 | 10,65 | 5,57 | 3,04 | 1,28 | 12,72 | 35,30 |
| Zmax (m) | 59,00 | 26,00 | 16,35 | 9,11 | 1,50 | 19,33 | 13,02 |
| Chla (µg/l) | 16,25 | 3,65 | 2,60 | 1,80 | 1,00 | 3,33 | 2,68 |
| Secchi (m) | 8,83 | 5,30 | 4,05 | 3,13 | 1,10 | 4,29 | 1,73 |
| PT (µg/l) | 38,38 | 16,56 | 8,30 | 4,40 | 1,90 | 11,19 | 8,43 |
| DOC (mg/l) | 9,97 | 6,20 | 4,65 | 3,64 | 2,00 | 5,06 | 1,89 |

Avec Zmax : Profondeur maximale ; Chla : Chlorophylle a ; Secchi : Transparence de l'eau (profondeur du disque Secchi) ; PT : Phosphore total ; DOC : Dissolved Organic Carbon (carbone organique dissous).

En ce qui concerne, la méthode d'échantillonnage et les analyses à partir desquels ces données ont été obtenues, ils sont décrits dans le site web du MDDEFP (MDDEFP, 2002 b) et dans beaucoup de publications des chercheurs du GRIL (Prairie *et coll.*, 1989 ; Carignan, 2008 ; Longhi and Beisner, 2009 ; Brothers *et coll.*, 2012).

Pour compléter la base de données morphométriques des lacs, nous avons utilisé plusieurs sources. Pour obtenir la bathymétrie des lacs, nous nous sommes servis de l'atlas web des lacs des Laurentides et de la banque Lacs et Cours d'eau (LCE) du Centre d'expertise hydrique du Québec (CEHQ) (www.cehq.gouv.qc.ca). Ensuite, les techniques du système d'information géographique (SIG) ont été appliquées. La surface et le périmètre des lacs ont été calculés à partir des cartes des bassins versants numérisées dans la version ARCGIS 10. Ensuite, les contours des lacs de la base de données topographique nationale du Canada (BNDT; www.geogratis.ca) ont été superposés sur les données DEM de l'élévation du Canada numérique des données au niveau 1 à l'échelle de 1: 50 000 (DNEC1; www.geobase.ca). Enfin, les données de l'altitude ont été obtenues grâce à Google Earth.

Le traitement de données provenant de plusieurs bases de données implique une incertitude supplémentaire du fait que les mesures ont été réalisées par des équipes différentes et sur des périodes d'échantillonnage et des années différentes. Mais d'après Prairie *et coll.* (1989) et Lewis *et coll.* (2012), les résultats provenant de ce type de base de données sont quand même robustes

2.3. Méthode d'analyses de données

Nous nous sommes appuyées sur une matrice composée de deux types de variables : variables de catégorie présence-absence de *C. sowerbyi* (1 = présence de méduse et 0 = absence de méduse) en plus des huit variables environnementales décrites précédemment. Les analyses statistiques ont été réalisées en utilisant le logiciel statistique R v. 2.13.2 et les données ont été préalablement transformées en \log_{10}

(lorsque c'est nécessaire) par la méthode Box-Cox de librairie MASS de R pour satisfaire la condition de multinormalité (Legendre et Legendre, 1984).

Au début, nous avons utilisé des régressions multiples linéaires pour compléter les données de quelques lacs (04 lacs) dont nous n'avions pas de DOC et Zmax (Annexe 3). Les équations obtenues sont les suivantes :

$$(1) \quad \text{Log Zmax} = 0.50 \pm 0.25 + (-0.28 \pm 0.13) \log \text{Chla} + (-0.19 \pm 0.12) \log \text{PT} + (0.68 \pm 0.21) \log \text{DOC} + (0.94 \pm 0.20) \log \text{Secchi}$$

$$R^2 = 0.35 \quad n = 123 \quad p < 0.0001$$

$$(2) \quad \text{Log DOC} = 0.57901 \pm 0.09 + (0.03 \pm 0.05) \log \text{Chla} + (0.18 \pm 0.05) \log \text{PT} + (0.11 \pm 0.04) \log \text{Zmax} + (-0.38 \pm 0.09) \log \text{Secchi}$$

$$R^2 = 0.42 \quad n = 123 \quad p < 0.0001$$

Où :

LogZmax : \log_{10} de la valeur de la profondeur maximale du lac ; *LogChla* : \log_{10} de la valeur de la chlorophylle a ; *LogPT* : \log_{10} de la valeur du phosphore total ; *LogDOC* : \log_{10} de la valeur du carbone organique dissous ; *LogSecchi* : \log_{10} de la valeur de la transparence de l'eau du lac.

Par la suite, l'analyse multivariée consistait en deux types d'analyses qui sont l'analyse en composante principale et l'arbre de classification et régression, utilisés d'une manière exploratoire, pour évaluer l'influence des variables environnementales sur l'occurrence du bloom de *C. sowerbyi*. Compte tenu de la nature de nos données, nous avons essayé, au début, une analyse discriminante, mais les résultats obtenus n'étaient pas interprétables alors nous avons opté pour une analyse en composante principale (ACP). Dans cette analyse, la présence des méduses est corrélée aux composantes principales qui décrivent les principaux modes de variation dans les variables explicatives potentielles. Cette analyse (fait sur une matrice de corrélation) nous permet d'identifier les facteurs environnementaux potentiels d'un changement

dans un lac, la présence de méduse dans notre cas (de visualiser les corrélations possibles): Les données des huit variables ont été transformées en \log_{10} pour répondre à la condition de multinormalité. Toutefois, le test Kolmogorov–Smirnov est inférieur à 0.05 ($p = 0.029$), et il ne s'améliore pas même avec une transformation des données en racine carrée ($p = 0.038$). Les graphes des distributions des variables montrent une tendance vers la multinormalité. De plus, nos données ont été centré et réduit avant de procéder à l'ACP et nous faisons l'assomption que les données sont distribuées multinormalement, si l'on se réfère au théorème de la limite centrale. L'ACP est réalisé par l'analyse de redondance (*rda*) de la librairie (*vegan*) du logiciel R.

La deuxième analyse est l'arbre de classification et de régression, méthode bien connue en data mining, qui permet d'avoir un modèle de prédiction simple et rapide et sans la nécessité d'hypothèse (Borcard *et coll.* 2011). Les valeurs discriminantes sont sélectionnées pour diviser progressivement les observations définies par notre variable réponse qui est la présence des méduses d'eau douce. Sur notre matrice, une division algorithmique est réalisée par la librairie (*rpart*) du logiciel R et l'élagage de l'arbre (réduction du nombre de feuilles pour une bonne prévision) est effectué grâce à ce qu'on appelle le paramètre de complexité (C_p : complexity parameter) appelé aussi coefficient de pénalisation. Ce paramètre permet de pénaliser la complexité de l'arbre : plus C_p est petit, plus l'arbre peut être grand et complexe (beaucoup de nœuds) et lorsque ce paramètre est grand, la complexité est pénalisée.

Cette étape fait intervenir une procédure de validation croisée par k-niveau (k-fold) pour évaluer le paramètre de pénalisation de la complexité. L'estimation de l'erreur par validation croisée consiste à utiliser les fonctionnalités de librairie "rpart" qui intègre la construction et le calcul d'erreurs pour toute une séquence de coefficients de pénalisation. Il s'agit de partitionner la base de données en K groupes ($k = 10$ choisi par défaut) et faire tourner successivement les sous échantillons qui vont servir d'ensemble de test. Pour chacun de ces groupes, une erreur de test est calculée et la

moyenne de ces valeurs constitue le taux d'erreur en validation croisée (Rakotomalala, 2005).

Cette validation croisée nous permet aussi de déterminer quand arrêter la division de l'arbre de décision et à cet effet, nous avons appliqué deux règles : la première consiste à choisir la valeur du C_p qui produit un arbre qui minimise l'erreur relative validation croisée ($xerror$). Le problème avec cette règle est que $xerror$ est aléatoire, car elle dépend de la partition k -niveau qui a été obtenu. Donc nous avons jugé utile d'appliquer aussi la deuxième règle qui prend en compte la variabilité des ' $xerror$ '. Elle est basée sur la méthode '1-SE rule' décrite par Breiman *et coll.*, 1984 cités dans Borcard et ses collaborateurs (2011) et qui consiste à choisir la taille de l'arbre correspondant à l'erreur moyenne minimale plus une fois son erreur type. De plus, pour déterminer la fiabilité de prédiction de l'arbre produit, nous avons utilisé l'erreur relative de la validation croisée (CVRE : cross-validation relative error). Plus le CVRE est proche de zéro; plus la prédiction par l'arbre correspondant est fiable ; alors que pour les mauvais prédicteurs, CVRE est proche de 1 (Borcard *et coll.*, 2011).

2.4. RÉSULTATS

2.4.1 Répartition spatiale des lacs infestés par *C. sowerbyi* au Québec

Les résultats de l'enquête sur la présence des méduses d'eau douce dans les lacs de la province du Québec, au cours des 74 dernières années, nous ont permis de répertorier 88 lacs où ce phénomène est apparu. En examinant les dates d'apparitions des blooms de méduses d'eau douce, nous constatons la même irrégularité d'apparition observée ailleurs dans le monde. Effectivement, dans le cas du lac LaPêche (municipalité de Pontiac), le premier signalement de la présence de *C. sowerbyi* est fait en 1995 ensuite elle réapparaît en 1999, puis successivement de 2004 à 2009 et enfin 2011-2012. D'autres lacs n'ont eu de blooms que très récemment comme le lac Litchfield (Pontiac) de 2009 à 2013; le lac Hawk (Mulgrave-Derry) en 2010 et 2012 ; le lac

Noir (Rivière rouge) en 2012 et lac Pilon Saint-Adèle) en 2012. Nous avons présenté ici que quelques lacs, mais ceci est constaté dans tous les lacs recensés.

La carte de distribution spatiale de *C. sowerbyi* dans la province du Québec, que nous avons pu produire en compilant tous ces données, montre que la zone sud semble la plus touchée par ce phénomène (Fig. 2.2). En effet, sur les 17 régions administratives que compte la province Québec, la présence des méduses n'a été confirmée que dans 07 régions qui sont : les Laurentides, l'Outaouais, l'Estrie, la Lanaudière, la Montérégie, Saguenay–Lac-Saint-Jean et la Mauricie.

Le 3eme tableau de l'annexe 2 (qui présentes la liste des 88 lacs infestés de méduses) indique que la région administrative qui présente le plus grand nombre de signalements est celle des Laurentides (54 % des lacs répertoriés), suivie par la région de l'Outaouais (29 % des lacs répertoriés) et l'Estrie (07 % des lacs répertoriés). Les régions comme Lanaudière, Montérégie, Saguenay–Lac-Saint-Jean et Mauricie comptent un nombre très faible de lacs, respectivement 4, 3, 2 et 1. Malheureusement, nous n'avons aucune indication sur les mois d'apparition des blooms (sauf que c'est durant l'été) pour chacun des lacs ni la période qu'a duré le bloom. En regardant de près les caractéristiques morphométriques de ces lacs, nous remarquons que les superficies sont variables allant de 6.4 ha (lac Marry) à 2211 ha (Lac Nominique) (Tableau 2.1a et Annexe 2). Il existe aussi des variabilités dans la profondeur, l'altitude et le périmètre des plans d'eau de sorte qu'à première vue, il n'apparaît pas de liens communs entre ces lacs. La majorité de ces lacs sont des sites touristiques très fréquentés par la population des villes avoisinantes (que ce soit en hivers ou en été) pour leurs activités nautiques, ski et la pêches. Donc une analyse bien approfondie est nécessaire avant de tirer des conclusions.

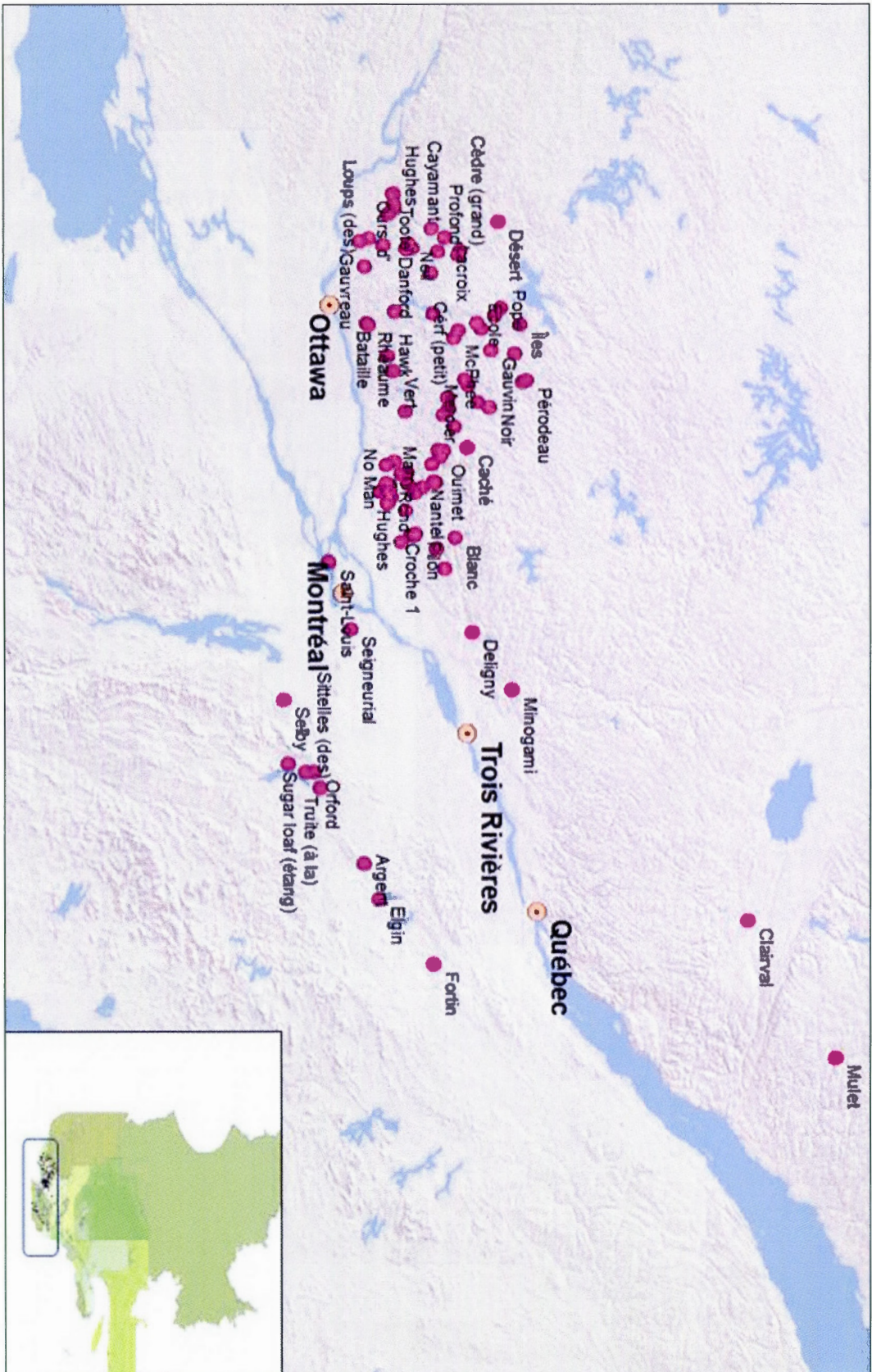


Figure 2.2 : Carte de la zone sud du Québec montrant la répartition des lacs où *C. sowerbyi* a été signalée.

2.4.2. Relation entre la présence de *C. sowerbyi* et les facteurs environnementaux

Les résultats de l'ACP sont présentés dans la figure 2.3 et montrent un résumé des variables environnementales des 127 lacs. La matrice des loading présentée dans le tableau 2.2 montre que l'axe1 a une corrélation positive avec la transparence (Secchi) et la profondeur maximale du lac (Zmax), mais il est corrélé négativement avec la chlorophylle *a* et le Phosphore total. L'axe1 est aussi corrélé négativement avec le carbone organique dissous (DOC), quoique moins fort que les deux premiers. Pour ce qui est de l'axe2, il a une corrélation négative avec l'altitude et une corrélation positive avec la superficie du lac (surface) et le périmètre. Quant à la corrélation entre la présence de *C. sowerbyi* et les variables environnementales étudiées, le plan factoriel axe1-axe2 est celui qui explique le mieux la variance (64 %) avec 38 % pour l'axe1 et 26 % pour l'axe2. Toutefois, le graphique des scores basé sur le plan factoriel axe1-axe2 (Fig. 2.3) ne permet pas une bonne distinction entre nos deux groupes de lacs (avec ou sans méduse d'eau douce).

Tableau 2.2: Matrice des loading des variables environnementales pour les deux premières composantes

| | Principal 1 | Principal 2 |
|-----------|-------------|-------------|
| Altitude | -0,15212 | -0,60284 |
| Surface | 0,5344 | 0,78125 |
| Périmètre | 0,49831 | 0,76691 |
| Zmax | 0,77621 | 0,28871 |
| Chla | -0,75764 | 0,29076 |
| Secchi | 0,82227 | -0,31415 |
| PT | -0,72838 | 0,43637 |
| DOC | -0,56712 | 0,56251 |

Le groupe de lacs sans méduse est plutôt concentré au milieu du graphe sans lien apparent avec aucune des variables. Une disposition presque similaire est observée pour le groupe de lacs avec méduses. Dans les quadrants gauches, très peu de lacs sont observés pour les deux groupes. Cependant, nous constatons une légère tendance vers les quadrants droits qui nous laisse penser que ces derniers sont moins riches en chlorophylle *a*, en phosphore total et en carbone organique dissous, et donc plus transparent et plus profond (plusieurs lacs se trouvent du côté du Secchi et Zmax comparé aux trois variables citées). Par contre, il est difficile de se prononcer pour l'altitude où les deux groupes de lacs sont mélangés alors que la superficie et le périmètre du lac sont bien loin de deux groupes.

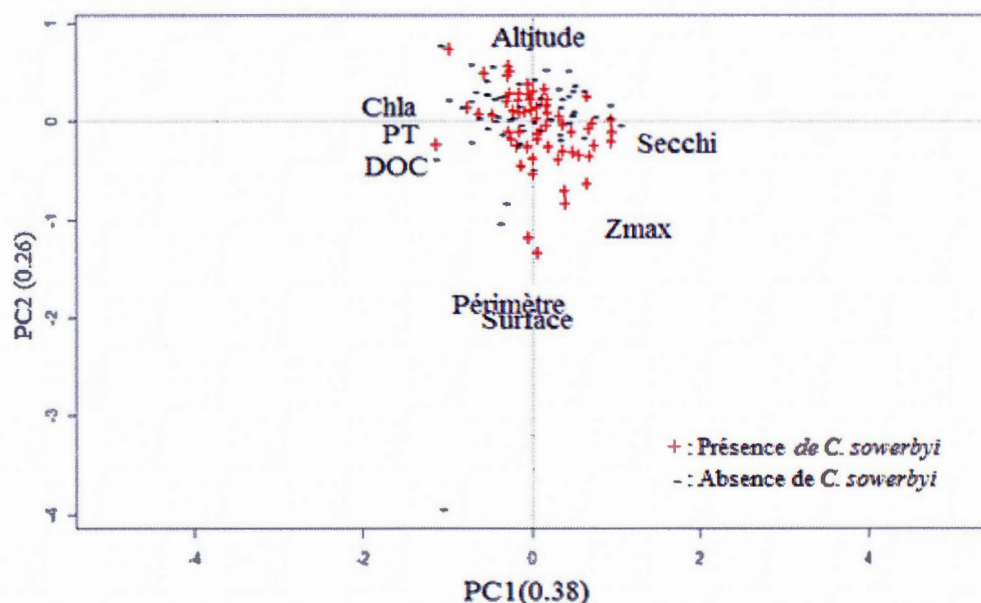


Figure 2.3 : Analyse en composante principale des scores, des 127 lacs, basée sur le plan factoriel axe1 vs axe2. Les deux axes expliquent 38 et 26 % de la variance respectivement. L'analyse est basée sur les variables morphométriques et physico-chimiques.

En appliquant la méthode de validation croisée basée sur la méthode K-niveau (pour $k=10$ par défaut) comme expliquée dans la partie méthodologie, nous avons obtenu un arbre moins complexe avec 09 branches terminales et 08 divisions (la longueur des branches verticale est proportionnelle à l'hétérogénéité intragroupe de la division qui la génère). L'arbre se lit de haut en bas et de gauche à droite (ici la prédiction de méduse est à droite). La première lecture de l'arbre de classification et des résultats présentés dans l'annexe 4 fait ressortir que, sur la totalité des lacs ($n=127$), la première variable discriminante est la teneur en PT.

Les lacs dont les teneurs dépassent $15 \mu\text{g/l}$ semblent défavorables à la présence de *C. sowerbyi*, car sur le total des lacs ayant des teneurs élevées en phosphates ($n=22$), le nombre de lacs mal classé est faible (2) et la probabilité d'absence de méduse est 90 %. L'exception (probabilité de 10 %) peut être observée pour des lacs riches en phosphore et avec une profondeur supérieure à 18 m.

En revanche, dans les autres lacs ($n=105$) dont la concentration en PT est plus faible, les probabilités sont presque égales pour les deux types de réponses du modèle (43 % pour absence et 57 %) et c'est la superficie du lac qui devient la variable discriminante. Les lacs dont la superficie est supérieure ou égale à 281ha ($n=21$) ont une probabilité de présence de méduse d'environ 90 % (la dernière ligne des résultats de l'annexe 4). Au-dessous de cette superficie, plusieurs variables environnementales semblent influencer la présence de *C. sowerbyi* comme chlorophylle a, ensuite il y a l'altitude que nous retrouvons dans plusieurs branches, ce qui laisse supposer une relation non linéaire entre cette variable et le phénomène étudié. Compte tenu de l'absence du DOC dans les différents niveaux de l'arbre de classification, nous pouvons en déduire que cette variable n'est pas pertinente pour déterminer le phénomène de bloom de méduses d'eau douce.

Nous constatons que les prévisions de la division 5 ne sont pas suffisamment fiables, bien que le taux d'erreur de substitutions, qui renseigne sur la performance du

modèle, soit faible de l'ordre de 16.28 %, alors nous avons décidé d'élaguer l'arbre de classification sachant que ce taux peut être biaisé. À cet effet, la technique de validation croisée est utilisée et le résultat est présenté dans le tableau 2.3 et la figure 2.5.

Le tableau 2.3 fournit un résumé de l'ajustement global du modèle ; il est imprimé à partir du plus petit arbre (sans division) à la plus grande (10 divisions). La première estimation favorise un arbre très détaillé c'est-à-dire avec un faible coefficient de pénalisation de la complexité de l'arbre et donc le nombre de feuilles est important. Pour chaque valeur du paramètre de complexité (C_p), on a le nombre de divisions de l'arbre correspondant, l'erreur du modèle (Err. rel), l'erreur de la validation croisée (x_{erreur}) et son écart-type (x_{std}). En lisant le tableau 2.3, nous remarquons que la valeur du C_p qui produit un arbre de décision avec une faible erreur de validation croisée est 0.05 donc en se basant sur la première règle (décrite dans la méthodologie), le meilleur arbre présente 3 nœuds terminaux (2 divisions).

Tableau 2.3 : Résultats de l'élagage et de validation croisée. C_p : paramètre de complexité ; N. div : nombre de division ; Err. rel : erreur relative du modèle ; x_{erreur} : erreur relative de la validation croisée ; x_{std} : erreur type de la validation croisée.

| C_p | N. div. | Err. Rel. | x_{erreur} | x_{std} |
|-------|---------|-----------|---------------------|------------------|
| 0,130 | 0 | 1,000 | 1,018 | 0,07 |
| 0,090 | 1 | 0,87 | 0,918 | 0,056 |
| 0,050 | 2 | 0,779 | 0,859 | 0,064 |
| 0,038 | 4 | 0,678 | 1,12 | 0,105 |
| 0,012 | 8 | 0,523 | 1,135 | 0,117 |
| 0,012 | 9 | 0,511 | 1,168 | 0,121 |
| 0,010 | 10 | 0,499 | 1,168 | 0,121 |

Pour vérifier ce résultat, nous avons appliqué la 2^e règle qui est basée sur la méthode '1-SE' (expliquée dans la méthodologie) et il s'avère que le meilleur C_p est 0.068 et il limite aussi l'arbre à 3 branches terminales (Fig. 2.5).

Par ailleurs, le taux d'erreur de prévision par validation croisée de la méthode (*rpart*) obtenue pour $K=10$ est de 38,33 % et cette valeur faible indique que notre modèle est assez performant (plus le CVRE est proche de zéro, mieux est le modèle de prédiction).

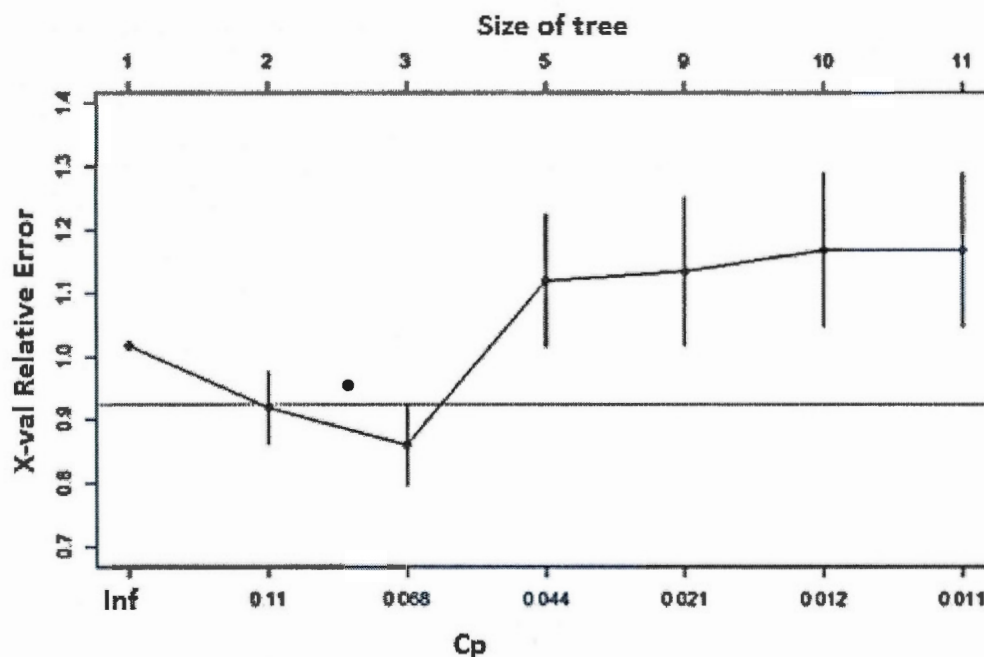


Figure 2.5 : Graphe de l'erreur relative et de l'erreur relative de cross-validation CVRE. Le point noir correspond au plus faible CVRE (selon la règle "1-SE") obtenu par la méthode (*rpart*) ; C_p : paramètre de complexité.

Après avoir appliqué la nouvelle division, les résultats confirment et affinent les observations faites précédemment (Fig. 2.6). Nous constatons que deux facteurs parmi les huit étudiés semblent jouer un rôle dans la présence des méduses d'eau douce. Le premier prédicteur le plus important est le phosphore total dont il paraît que les taux de concentration élevés limitent les blooms de méduses. Effectivement, d'après notre modèle, les lacs riches en phosphore ($> 15 \mu\text{g/l}$) ne seront pas infestés par les blooms de *C. sowerbyi*. Lorsque les lacs présentent des teneurs moins de $15 \mu\text{g/l}$, un deuxième facteur entre en jeu ; il s'agit de la superficie des lacs. En effet, dans les lacs oligotrophes et méso-oligotrophes ayant une superficie inférieure à

280 ha, le modèle prévoit, l'absence des méduses. Par contre, la probabilité d'apparition des méduses d'eau douce est plus grande dans les Grands Lacs oligotrophes et méso-oligotrophes (phosphate $> 15 \mu\text{g/l}$ et superficie $> 280 \text{ ha}$). Les autres variables environnementales ne semblent pas avoir une influence directe sur l'occurrence des blooms.

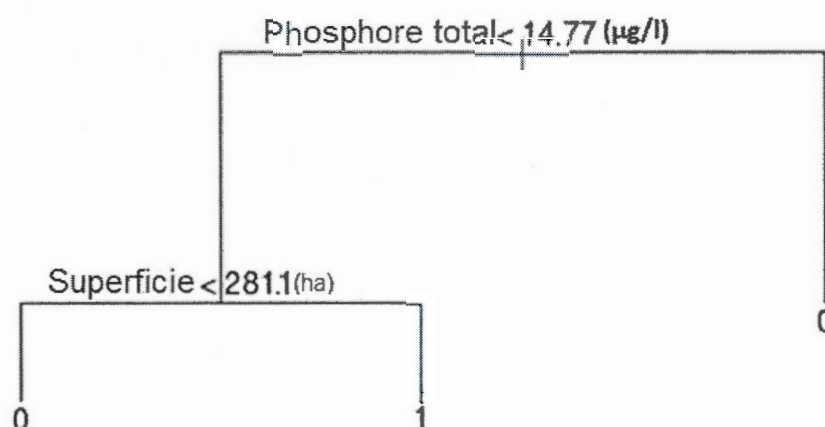


Figure 2.6 : Arbre de classification et régression de l'occurrence des méduses d'eau expliquée par les variables environnementales après l'élagation.

2.5. DISCUSSION

Le but de cette étude est de répondre à notre questionnement concernant l'existence de facteurs environnementaux capables d'agir sur l'occurrence des méduses d'eau douce. L'étonnante capacité de *C. sowerbyi* à s'adapter à son nouvel environnement lui a permis d'avoir une large répartition surtout qu'elle est la seule parmi les 11 espèces du genre *Craspedacusta* à présenter un tel effet. Effectivement, bien que les méduses chinoises possèdent les mêmes caractéristiques qui facilitent l'adaptation de *C. sowerbyi* (existence de podocyste dans leur cycle de vie), celles-ci présentent une distribution géographique limitée. Depuis que le rôle de l'augmentation d'eau sur le cycle de vie des méduses a été établi (McClary, 1959 ; 1961 et 1964), un lien entre le

réchauffement climatique et cette large répartition est fortement suggéré. D'ailleurs, un signalement de *C. sowerbyi* a été fait, récemment, au Chili qui correspond à l'aire de répartition la plus méridionale en Amérique du Sud (Galarce *et coll.* 2013.). À cela s'ajoutent les corrélations que les chercheurs ont pu identifier entre les pullulations des méduses océaniques et la variabilité climatique annuelle (Molinero *et coll.* 2005, Purcell, 2005) et qui laissent supposer l'existence d'un pareil lien avec les proliférations grandissantes des méduses d'eau douce. Cependant, la compréhension de la complexité de l'impact du changement climatique sur les différents niveaux de la chaîne trophique est encore faible et n'explique pas ce fléau qui se répand sur les continents. Pour cette raison, une question revient toujours dans les discussions sur les méduses d'eau douce : existe-t-il un facteur (ou plus) en commun dans ces différents points d'apparition pour qu'il soit facile à cette espèce de s'y adapter? Il est difficile de trouver un lien en ces différents habitats sans la mise en place d'une base de données avec tous les paramètres biologiques et physiques susceptibles de produire les blooms de méduses d'eau douce.

À cet égard, nous avons essayé de rassembler quelques paramètres environnementaux et chercher une possible corrélation avec les blooms de méduses. Mais avant de discuter de ces éventuelles relations, s'il y en a, nous allons regarder un peu la répartition spatiale de *C. sowerbyi* dans la province du Québec à la lumière des résultats de notre enquête.

La province du Québec, d'une superficie de 1 667 712 km², possède un réseau hydrographique impressionnant qui recouvre 22 % de sa superficie totale (soit environ 207 500 km²) (gouvernement du Québec, 2015). Ce réseau compte près de 500 000 lacs et lorsque nous examinons la distribution géographique des méduses d'eau douce dans cette province, nous remarquons que la zone sud du Québec est la zone la plus affectée par l'invasion de cette espèce en comparaison avec le reste du Québec. Et même au niveau de cette zone, le degré d'invasion diffère d'une région à

une autre puisque nous avons constaté que les Laurentides sont les plus touchées par rapport aux autres régions répertoriées dans cette étude. En réalité, le nombre de signalements élevé dans les lacs laurentiens peut être en relation avec le taux de fréquentation très important de ces milieux aquatiques par la population des villes avoisinantes (Les Laurentides sont à quelques minutes de Montréal et de Laval). En effet, la région des Laurentides occupe la 3^e place, à la grandeur du Québec en qui concerne le nombre de visiteurs juste après la ville de Montréal et de la ville de Québec (Québec Tourisme, 2012). Il ne faut guère plus de trois heures de route (la distance ne dépasse guère 100 milles d'où que l'on parte) pour atteindre les 4500 lacs et rivières qui parsèment les collines laurentiennes (Brière, 1961 ; Québec web, 2014). Donc ce fort achalandage des lacs en été (période d'apparition des blooms), que ce soit pour la pêche sportive ou la baignade, entraîne une augmentation de signalement de méduses par une population avisée ou intriguée par la présence de cette mystérieuse espèce.

Le fait que la région des Laurentides est entourée d'ouest en est par la région de l'Outaouais et celle de Lanaudière pourrait être la cause de la propagation, d'un côté ou de l'autre, de cette méduse dans les lacs de ces deux régions. D'autant plus que l'hypothèse, selon laquelle le transfert des espèces invasives par les activités humaines, est toujours avancée (Jokela, *et coll.*, 2011). Il faut aussi signaler que le fait que la région de l'Outaouais vient en seconde position, en ce qui concerne le taux d'invasion par les méduses dans ses lacs, peut être lié à sa position en tant que frontière naturelle avec la province de l'Ontario dont le nombre de lacs infestés est le plus grand dans tout le Canada (150 lacs environ d'après les données du site web www.freshwaterjellyfish.org).

Nous voulions trouver une similarité entre les lacs infestés de méduses de ces régions et les comparer aux lacs sans signalement de méduses (par exemple la proximité les uns des autres, la pression démographique, l'importance de la fréquentation de ces

lieux par l'humain... etc.). Toutefois, les conclusions risquent d'être biaisées, car il faut se rappeler deux caractéristiques importantes des méduses d'eau douce qui peuvent être en lien avec l'absence des blooms dans les autres régions du Québec.

La première caractéristique est que les blooms sont irréguliers et imprévisibles (Dexter, 1949 ; Todorovic, *et coll.*, 2010) ; et lorsque ce phénomène apparaît, il dure seulement quelques semaines de sorte qu'après un mois, les fortes densités diminuent, mais la méduse est encore présente (quelques individus non perceptibles par l'œil humain) (Green, 1998 ; Jankowski 2000). Le problème dans ce genre d'étude réside dans le fait qu'elle est basée sur les rapportages par les citoyens. Il y a une grande chance que des proliférations de méduses ont eu lieu, mais personne n'était au bon moment pour les signaler, surtout que les blooms ne durent pas longtemps comme nous l'avons mentionné. Le nombre élevé de signalements, dans certaines régions, peut être attribué à la grande fréquentation des lacs par la population et puisque les blooms apparaissent durant la période fin été-début automne, les chances de remarquer ce phénomène (à son début) sont grandes.

Le deuxième point important est la particularité du cycle de vie de *C. sowerbyi* qui peut modifier nos résultats. La forme méduse est la seule qui peut être visible lorsqu'elle existe en forte densité et par conséquent les citoyens rapportent sa présence dans le lac. Le fait de déclarer un lac sans invasion de méduses est peut être sans fondement tant qu'on n'a pas vérifié l'existence ou non de la forme polype. Bien évidemment, même si la forme méduse n'est pas présente, il y a de grandes chances que la forme polype s'y trouve. D'ailleurs, Duggan AND Eastwood (2012), ont pu trouver des polypes dans des lacs où aucun rapportage de la forme méduse n'a été fait. Quelques chercheurs ont suggéré une hypothèse qui prône la possibilité de transfert de la forme méduse d'un milieu à un autre sans l'aide des polypes (Todorovic, *et coll.*, 2010; Bekleyen, *et coll.*, 2011). Or la vérification de cette supposition n'a pas été faite jusqu'à présent et il se peut que leurs formes

microscopiques, leur discrétion et la diversité des supports sur lesquelles se fixe le polype (bois, roches et même en symbiose avec d'autres espèces) soient la raison pour que ces chercheurs n'aient pas pu trouver de polype dans leurs sites étudiés (Fritz *et coll.* 2007 ; Green 1998).

Il y a aussi une autre explication en relation avec la 3^e forme de vie de *C. sowerbyi* qui est le podocyste (kyste). Par exemple, les études sur les méduses océaniques, qui présentent la même irrégularité des blooms, ont révélé que ces organismes sont capables d'entrer en dormance pendant au moins 6 ans (le cas de *Nemopilema nomurai* au Japon). Ils peuvent se cacher parmi le benthos et par la suite former une grande population de polypes lorsque les conditions environnementales le permettent et ce comportement peut influencer l'abondance des méduses pour une année spécifique (Ohtsu and Uye 2013). Les hypothèses sur les raisons de l'irrégularité d'apparition des méduses sont nombreuses, mais aucune n'a encore été validée à ce jour.

Influence des facteurs environnementaux :

L'analyse préliminaire des données environnementales que nous avons rassemblées pour les lacs du Québec (où les méduses d'eau douce ont été observées) semble indiquer une variabilité de la qualité de l'eau. En effet, selon l'échelle de la qualité trophique des lacs du Québec, établi par le MDDEFP, plus que 60 % des lacs sont oligotrophe à oligomésotrophes, le reste sont surtout mésotrophe et très peu sont méso-eutrophes (3 à 8 %).

L'analyse en composante principale ne nous a pas révélé clairement la nature de la relation entre l'apparition des blooms de *C. sowerbyi* et les variables environnementales étudiées, puisque les lacs, avec et sans méduse d'eau douce, se chevauchent, et donc nous n'arrivons pas à en déduire une particularité propre aux lacs infestés par les méduses. Nous nous attendions à un résultat plus évident sur la

relation transparence de l'eau – bloom de méduse à la suite des observations de plusieurs chercheurs qui ont souligné la préférence des méduses pour les eaux claires (Pennak, 1956 ; Acker and Muscat, 1976). Néanmoins, la position de plusieurs lacs avec méduse dans le cadrant du Secchi et de Z_{max} profonds nous fait penser à une éventuelle relation entre ces deux facteurs et les blooms de méduse, car peu de lacs de ce groupe s'observent du côté des trois autres variables environnementales. Il est généralement connu que si le lac est profond et/ou le temps de résidence est long, l'eau est plus transparente et les concentrations de la chlorophylle *a*, de la matière organique et de nutriments sont plus faibles, en comparaison avec les lacs peu profonds avec en plus un court temps de résidence (Nöges, 2009).

L'importance de ces deux facteurs semble liée au rôle qu'ils jouent dans la distribution de la température de l'eau dans un lac (celle-ci étant cruciale dans le déclenchement de la reproduction de *C. sowerbyi*). L'augmentation de la température de l'eau par les radiations solaires peut être d'une importance distinctive dans les lacs transparents lorsqu'ils ont une faible superficie et sont protégés (car ces deux caractéristiques réduisent la contribution potentielle du vent dans la distribution de chaleur) (Jassby et Powell, 1975 cités dans Kling, 1988). Cette modification de température dépend aussi de la morphométrie des lacs et principalement de la profondeur (Gorham, 1964 cité Gorham and Boyce 1989). Apparemment, les lacs peu profonds ont tendance à rester isothermes pendant toute l'année, contrairement aux lacs profonds, où une stratification thermique se met en place avec la formation de couches d'eau superposées les unes sur les autres ayant des températures différentes : L'épilimnion (couche de surface la plus chaude et la plus éclairée) ; le métalimnion (couche intermédiaire où l'on retrouve la plus grande transition de température) et l'hypolimnion (couche froide et faiblement éclairée) (Wetzel, 2001). La profondeur de la thermocline (aussi appelé métalimnion) dans ces lacs est liée à la transparence de l'eau et le degré d'exposition au vent. Il faut rappeler que tous les recensements des méduses d'eau douce ont rapporté sa présence dans l'épilimnion et il paraît

qu'elle n'a jamais été observée au-dessous de la thermocline (cette information est rapportée par les amateurs de plongée).

D'un autre côté, l'analyse de classification et régression nous a permis d'avoir un modèle de prédiction dans lequel le phosphore total et la superficie du lac sont classés comme étant les meilleurs prédicateurs pour l'occurrence de *C. sowerbyi*. Le premier facteur discriminant est le phosphore total, car les blooms sont moins probables dans les lacs contenant plus 15 µg/l. Une étude menée par Jankowski (2000) sur la dépendance de *C. sowerbyi* au phosphore (P) a montré que cette espèce, pour les besoins de son activité métabolique, avait un plus grand besoin de phosphore par rapport à l'azote et le carbone (son rapport C: N: P est de 39: 9: 1). Cependant, elle semble préférer des milieux pauvres en nutriments puisque l'enrichissement des lacs en phosphore peut entraîner une dégradation de la qualité de l'eau et un accroissement de la production d'algues et de macrophytes et par conséquent, les eaux des lacs seront moins transparentes (étouffement des polypes) et la lumière du soleil sera bloquée (impact sur l'activité de natation des méduses).

La superficie des lacs est le deuxième prédicateur dans les milieux oligotrophes à oligo-mésotrophe, car un grand lac (supérieur à 281ha) semble un milieu propice pour les méduses. L'importance de ce deuxième facteur peut avoir deux explications. Tout d'abord, comme nous l'avons mentionné plutôt, la superficie des lacs joue un rôle dans la diffusion de la température dans les eaux de celui-ci. La deuxième explication serait liée à la fréquentation de ces grands lacs par les touristes pour profiter des activités récréatives et nautiques. Cette pression humaine pourrait accélérer ou faciliter la dissémination des formes de résistance (podocystes) dans ces lacs. D'ailleurs, il a été avancé que ces organismes microscopiques, et même les polypes, se fixent sur les plantes aquatiques (Acker and Muscat, 1976) et il y a grande chance que ces dernières seront déplacées d'un lac à un autre accidentellement (morceaux de plantes retenues sur les moteurs des bateaux de plaisance par exemple) comme c'est

le cas pour plusieurs espèces aquatiques envahissantes (Environnement Canada, 2013).

Les résultats de l'arbre de décision avant l'élagation montraient l'implication de presque toutes les variables (même si leur influence n'était pas directe) sauf le carbone organique dissous qui est apparemment un facteur non pertinent pour la prédiction des méduses d'eau douce.

Dans le but de vérifier l'importance de ces prédicateurs, nous allons essayer de confronter nos résultats avec les différentes observations rapportées par les chercheurs de partout dans le monde.

Selon notre modèle de prédiction, les habitats oligotrophes à oligomésotrophes sont préférables par les méduses d'eau douce et cela se rapprochent des observations de plusieurs chercheurs qui ont noté la présence de *C. sowerbyi* dans des milieux oligotrophes, de faible profondeur et non acides (Hubschman and Kishler, 1972 ; Acker and Muscat, 1976 ; Dethier et Kalbermatter, 1989 ; Green, 1998 ; Didžiulis, 2006 ; Stanković and Ternjej, 2010 ; Stefani *et coll.* 2010 ; Duggan and Eastwood, 2012 ; Galarce *et coll.* 2013).

Cependant, nos résultats semblent en contradiction avec d'autres observations de méduses d'eau douce. En effet, les différents lieux d'apparition présentent des caractéristiques non homogènes. Dans certains cas, les conditions prévues par le modèle ne sont pas respectées et la plus importante concerne le phosphore total. Par exemple, Jankowski (2000 et 2005) avance que les méduses peuvent vivre dans un petit lac eutrophe (3 ha) de faible profondeur (Z_{\max} égale à 4,5 m) et qu'elles atteignant une biomasse de 400 individu/m² au pic du bloom. La même observation est rapportée par Boothroyd et ses collaborateurs (2002) qui a trouvé cette espèce dans le lac Kainui (superficie = 25 ha et Z_{\max} = 637 m) dont les teneurs moyennes

en phosphore total sont de l'ordre de 41 mg/m^3 dans, mais la densité est seulement 23,6/100l).

Le deuxième facteur est la transparence de l'eau, car il a été signalé que cette espèce peut s'adapter à un milieu de faible transparence. Pennak (1956) a soulevé le premier cette inhabituelle présence dans un lac où la profondeur du Secchi ne dépasse pas 1,1 m. Ensuite d'autres chercheurs y ont fait référence comme Boothroyd *et coll.* (2002), Moreno-Leon and Ortega_Rubio (2009), Wintzer *et coll.*, (2010) et Gadish *et coll.* (2011). En se fiant aux données de ces auteurs, les méduses d'eau douce peuvent aussi s'établir même lorsque les niveaux de la transparence sont faibles allant de 0,32 à 1,5 m. Ceci est certainement en relation avec les fortes concentrations de DOC responsables de la coloration de l'eau (Gasith *et coll.*, 2011).

En vérité, ceci n'est pas surprenant, car les espèces invasives ont généralement cette capacité de tirer avantage de leur environnement et *C. sowerbyi* semble ne pas y faire exception et en cela elle ressemble à ses cousines océaniques. Les mécanismes qui peuvent l'aider à s'adapter peuvent être nombreux, mais ils ne sont pas encore bien définis. Elle est apparue subitement dans le lac Congro en Portugal qui était sous surveillance scientifique pendant 15 ans sans que les chercheurs puissent l'expliquer (Raposeiro *et coll.*, 2011). La combinaison de plusieurs facteurs pourrait être l'explication comme indiqué dans l'étude de Bushnell and Porter (1967). Ces derniers rapportent que les habitudes alimentaires cosmopolites jouent un rôle important dans cette adaptation et que les polypes de *C. sowerbyi* profitent de la présence d'une variété d'organismes dans leur habitat (annélides, nématodes, arthropodes) pour survivre. Dernièrement, une étude a montré que cette espèce peut être associée à l'hydre brune (*Pelmatohydra oligactis*) et à la moule zébrée (*Dreissena polymorpha*) en se fixant sur la coquille de la moule à proximité des deux siphons. Ainsi, elle profite de la nourriture apportée grâce aux courants créés par les siphons (Stankovi and Ternjej, 2010). Ces informations nous indiquent qu'il est nécessaire d'inclure

d'autres facteurs comme la disponibilité de nourriture qui peut jouer un rôle dans l'apparition des blooms.

Des études sur la réussite de l'établissement des espèces invasives ont montré que celle-ci est influencée par la morphométrie des lacs, la transparence de l'eau, la productivité du lac (Wang and Jackson, 2011). Malheureusement, nous ne disposons pas de données sur l'abondance ni la biomasse des méduses pour évaluer l'effet des variables environnementales sur l'établissement de cette espèce. Aussi, le fait d'avoir des dates d'échantillonnage des variables environnementales qui ne coïncident pas, tout le temps, avec les blooms de méduses (nous nous sommes servis de données qui proviennent de différents projets de recherches) peut être l'explication de cette absence de relation. Les données recueillies sont parfois des moyennes interannuelles et parfois intra-annuelles. Sans oublier que les lacs que nous avons considérés comme non envahis par les méduses peuvent en fait en avoir sans qu'aucun signalement n'ait été rapporté par les citoyens.

CONCLUSION

Nous nous sommes intéressés au mystère qui entoure l'apparition irrégulière des méduses d'eau douce dans les lacs du Québec. Les changements climatiques et les pressions anthropiques que subissent ces plans d'eaux pouvaient être derrière les nombreux signalements de la présence de *Craspedacusta sowerbyi* ces dernières décennies. Bien que ce problème n'ait pas atteint un stade alarmant, le sujet commençait à intéresser les médias et les Fédérations des lacs (Fredette, 2008). Une revue de la bibliographie nous a révélé l'absence d'études portant sur les causes de ce phénomène au Québec et le peu qui existe concerne l'ensemble du Canada et encore il s'agit de simple signalement. À la lumière d'une synthèse de la littérature qui porte sur notre sujet de recherche, nous avons constaté que peu de recherches ont été faites sur les paramètres physico-chimiques et morphométriques qui peuvent accompagner la prolifération des méduses d'eau douce. Le principal facteur que toutes les études désignent comme déclencheur de ce phénomène est l'élévation de la température de l'eau (plus que 25 °C en moyenne). Cependant, nous constatons que cette espèce a pu s'adapter à plusieurs types d'habitats naturels ou artificiels et que les pics des blooms sont imprévisibles et peuvent ne pas se répéter au même endroit ce qui laisse supposer l'intervention d'autres mécanismes que la température.

Mon projet de maîtrise vise à vérifier le degré d'invasion des lacs de la province du Québec par la méduse d'eau douce *C. sowerbyi* et de trouver des réponses à quelques questions qui nous aideront à comprendre plus ce phénomène. Au terme de cette étude, nous avons pu établir une carte de distribution spatiale de *C. sowerbyi* dans toute la province qui montre une concentration des lacs infestés dans le sud du Québec. Les principales régions par ordre d'importance, par rapport au degré d'invasion, sont les Laurentides, l'Outaouais, l'Estrie, la Lanaudière, la Montérégie, Saguenay–Lac-Saint-Jean et la Mauricie. Tous les 88 sites signalés sont des lacs de caractéristiques morphométriques variables ; aucun signalement concernant les rivières ou plans d'eau artificiels n'a été fait au Québec contrairement aux États-Unis, par

exemple, où elle a été observée dans des lacs, des étangs et aquariums et ses sites semblent dispersés dans tout le pays (Peard, 1997). Apparemment, les courants forts des rivières ne sont pas propices à son établissement, mais elle a été observée dans les zones calmes de quelques rivières aux États-Unis et en Europe (Dexter *et coll.*, 1949 ; Jakovcev-Todorovic *et coll.*, 2010).

En ce qui concerne, la réponse à notre première question qui est : Quelle est l'influence des facteurs environnementaux sur la prolifération des méduses d'eau douce dans les lacs québécois? Nous n'avons pas pu mettre en évidence la corrélation entre l'apparition des méduses d'eau douce et les huit variables environnementales choisies pour cette étude, car les deux groupes de lacs (avec et sans méduses) se chevauchaient. Donc, il ne nous a pas été possible de répondre à notre première question. Cependant, quand nous avons classé nos lacs par rapport aux variables discriminantes, nous avons obtenu un modèle de prédiction où le phosphore total semble le plus important par rapport à la transparence de l'eau, la chlorophylle *a* et le carbone organique dissous. Il s'avère que les lacs oligotrophes ($< 14 \mu\text{g/l}$) sont les milieux de préférence pour *C. sowerbyi*. Ensuite c'est la superficie (>280 ha) discrimine plus les lacs à méduses contrairement à la profondeur maximale et l'élévation. Donc nous pouvons supposer que les grands lacs oligotrophes sont des habitats favorables pour l'établissement de *Craspedacusta sowerbyi*. Cependant ces caractéristiques sont celle des lacs les plus susceptibles d'être fréquenté par les touristes dont les activités nautiques peuvent être considéré comme étant le vecteur principal d'invasion des propagules des méduses d'eau douce, par conséquent, l'occurrence de la floraison des méduses dans ces lacs peut être plus liée à la fréquence de l'activité humaine qu'aux conditions environnementales de ces lacs surtout que *C. sowerbyi* a été aussi observé dans les lacs eutrophes et dans les lacs de petites superficies dans plusieurs endroits ailleurs que la province du Québec.

Pour ce qui est de la deuxième question relative à la catégorisation des types de lacs du Québec sur la base de la présence des méduses d'eau douce, nous n'avons pas pu considérer la présence de cette espèce comme un critère. L'éventuelle catégorisation de type de lacs n'est

pas vraiment possible, car cette espèce peut s'adapter à tous les types de lacs eutrophes, oligotrophes, profonds et moins profonds, petits et grands lacs.

Cette étude comporte certains des points forts et faibles. D'abord, elle a permis de répondre à la question concernant le degré d'invasion par les méduses d'eau douce et de recenser les lacs envahis dans la province du Québec, de cibler les zones plus au moins à risque comme les grands lacs oligotrophes et les régions très fréquentées comme les Laurentides. Jusqu'à présent, dans la mesure où cette espèce n'est pas dangereuse pour l'Homme, aucune action pour son éradication n'a été entamée. Mais il ne faut pas oublier qu'il subsiste encore des incertitudes concernant les dégâts éventuels sur les communautés de zooplanctons causés par les blooms de méduses et donc il vaut mieux essayer de confiner ces méduses aux endroits déjà touchés par cette invasion en attendant d'avoir des preuves plus concrètes sur leurs réels impacts sur la chaîne trophique. Cette action peut être réalisée grâce à la sensibilisation du public par la médiatisation sans trop les alarmer tout en insistant sur l'importance du nettoyage de tout le matériel transporté et installé dans les lacs (pour éliminer les podocystes).

Pour ce qui est des points faibles de cette étude, nous pouvons les résumer dans le fait que toute l'information se base sur la participation des citoyens, non pas que nous doutons des informations reçues, mais il se peut que les lacs que nous avons supposé non envahis de méduses le soient en réalité et que personne n'y ait assisté. Aussi, faute de disponibilité de données, nous n'avons pu étudier que 63 lacs envahis et les 26 lacs restants ont été écartés de l'analyse.

Au terme, de cette étude il nous semble qu'étant donné la difficulté d'étudier le stade libre de *C. sowerbyi* pour les raisons que nous avons déjà expliquées, il serait souhaitable de concentrer les efforts pour l'étude du stade polype. Ces derniers présentent plusieurs avantages qui nous faciliteront la tâche. Premièrement, ils sont présents toute l'année et un suivi des abondances et des biomasses serait possible. Ensuite, ils sont plus responsables des blooms que la phase méduse, car comme nous l'avons mentionné auparavant, la reproduction sexuée semble rare. Enfin, cette étude nous permettrait d'une part de répondre à la question

concernant la distribution réelle des polypes par rapport à la phase méduse et leur implication dans les nouvelles invasions ; et d'autre part de bien comprendre leur impact écologique sur les lacs du Québec et le Canada.

ANNEXE 1

Liste des 11 espèces du genre *Craspedacusta* Lankester, 1880 enregistrées au World Register of Marine Species (WORMS) (Schuchert, 2013):

Craspedacusta brevinema He & Xu, 2002

Craspedacusta chuxiongensis He, Xu & Nie, 2000

Craspedacusta hangzhouensis He, 1980

Craspedacusta iseanum (Oka & Hara, 1922)

Craspedacusta kawaii (Oka, 1907) accepted as *C. sowerbii* Lankester, 1880

Craspedacusta kiatingi Gaw & Kung, 1939 accepted as *C. sowerbii* Lankester, 1880

Craspedacusta kuoi Shieh & Wang, 1959

Craspedacusta sichuanensis He & Kou, 1984

Craspedacusta sinensis Gaw & Kung, 1939

Craspedacusta sowerbii Lankester, 1880

Craspedacusta sowerbyi Lankester, 1880 accepted as *C. sowerbii* Lankester, 1880

Craspedacusta vovasi Naumov & Stepanjants, 1971

Craspedacusta xinyangensis He, 1980

Craspedacusta ziguinensis He & Xu, 1985

ANNEXE 2

Liste des lacs étudiés et données morphométriques. Lat. : latitude ; Long.: longitude ; Zmax: profondeur maximale. Les régions administratives ont été codées comme il suit : À : Estrie ; B : Lanaudière ; C : Laurentides ; D : Montérégie ; E: Outaouais. 1 : présence de *C. sowerbyi* ; 0 : absence de *C. sowerbyi*.

| Nom des lacs | Région | Méduses | Lat. | Long. | Altitude (m) | surface (ha) | Périmètre (km) | Zmax (m) |
|---------------|--------|---------|----------|-----------|-----------------|-----------------|-------------------|-------------|
| Argent | A | 1 | 45,64198 | -71,59635 | 274 | 71,30 | 6,26 | 54,86 |
| Aylmer | A | 0 | 45,80865 | -71,34412 | 245 | 3238,00 | 286,43 | 33,53 |
| Bowker | A | 0 | 45,42062 | -72,21526 | 315 | 245,00 | 14,24 | 57,91 |
| Elgin | A | 1 | 45,74762 | -71,33683 | 265 | 370,50 | 8,03 | 33,53 |
| Fortin | A | 1 | 46,11772 | -70,85633 | 329 | 155,60 | 8,30 | 13,00 |
| Huit | A | 0 | 46,09205 | -71,20332 | 385 | 240,00 | 11,97 | 18,90 |
| Leclerc | A | 0 | 45,40514 | -72,19693 | 265 | 5,60 | 11,28 | 6,10 |
| Orford | A | 1 | 45,29706 | -72,27136 | 278 | 129,00 | 10,20 | 50,00 |
| Simoneau | A | 0 | 45,41198 | -72,1899 | 265 | 45,40 | 11,28 | 24,38 |
| Sittelles_des | A | 1 | 45,24294 | -72,27039 | 288 | 42,50 | 4,56 | 19,00 |
| Stoke | A | 0 | 45,51854 | -71,81101 | 215 | 37,50 | 2,64 | 9,14 |
| Sugarloaf | A | 1 | 45,12523 | -72,33383 | 425 | 20,40 | 2,40 | 9,00 |
| Trois_lacs | A | 0 | 45,80189 | -71,89358 | 165 | 239,60 | 44,55 | 10,06 |
| Truite_ala_E | A | 1 | 45,34444 | -72,15139 | 255 | 34,80 | 3,70 | 15,24 |
| Brule | B | 0 | 46,11633 | -73,7889 | 264 | 70,00 | 5,67 | 34,00 |
| Grenier | B | 1 | 46,14583 | -73,91583 | 346 | 44,40 | 3,96 | 17,90 |
| Achigan (de) | C | 0 | 45,94138 | -73,96944 | 195 | 531,00 | 22,65 | 26,40 |
| Aigle_l' | C | 0 | 46,11005 | -75,45827 | 206 | 98,00 | 8,76 | 39,00 |
| Allard | C | 0 | 46,46861 | -75,09417 | 268 | 144,30 | 21,45 | 23,00 |
| Argente | C | 0 | 45,86149 | -74,46494 | 286 | 52,70 | 5,41 | 40,00 |
| Ashton | C | 0 | 46,065 | -73,96861 | 369 | 49,00 | 4,26 | 8,00 |
| Barron | C | 0 | 45,78278 | -74,22639 | 286 | 88,00 | 9,25 | 37,00 |
| Bessette | C | 0 | 46,17815 | -74,6646 | 317 | 16,00 | 2,35 | 15,00 |
| Bleu | C | 0 | 45,88625 | -73,98265 | 213 | 23,50 | 2,80 | 10,70 |
| Boeuf | C | 0 | 46,20628 | -74,25997 | 475 | 8,60 | 1,28 | 10,50 |
| Boileau | C | 1 | 46,13897 | -74,40429 | 449 | 6,60 | 1,20 | 2,10 |
| BoisFranc | C | 0 | 45,96243 | -74,3434 | 420 | 14,10 | 1,73 | 12,00 |
| Boisseau | C | 0 | 46,18111 | -74,81805 | 252 | 65,00 | 4,79 | 59,00 |
| Brunet | C | 0 | 46,07343 | -74,06258 | 375 | 24,40 | 2,53 | 1,50 |
| Cache | C | 1 | 46,35825 | -74,65825 | 311 | 296,70 | 18,94 | 27,50 |

| | | | | | | | | |
|------------------|---|---|----------|-----------|-----|---------|-------|-------|
| Cerf_petit | C | 1 | 46,29895 | -75,5242 | 209 | 346,10 | 15,73 | 30,50 |
| Chapleau | C | 1 | 46,22643 | -74,94482 | 261 | 497,00 | 27,20 | 30,00 |
| chevreuils | C | 0 | 45,89667 | -74,32667 | 365 | 34,00 | 4,19 | 9,00 |
| Clair | C | 0 | 46,09225 | -74,06099 | 364 | 34,60 | 3,38 | 27,00 |
| Cœur_du | C | 1 | 45,94691 | -74,39468 | 427 | 46,00 | 9,35 | 17,00 |
| Connelly | C | 1 | 45,89782 | -73,9646 | 192 | 124,80 | 6,65 | 20,50 |
| cornes_des | C | 1 | 46,743 | -75,14211 | 292 | 417,00 | 26,22 | 46,70 |
| Croche_1 | C | 1 | 45,99174 | -74,01405 | 359 | 18,00 | 4,31 | 11,40 |
| Cromwell | C | 0 | 45,99063 | -74,00533 | 365 | 11,00 | 2,94 | 9,90 |
| Curran | C | 1 | 45,75839 | -74,33471 | 272 | 48,50 | 4,38 | 17,00 |
| de la Cabane | C | 0 | 45,97806 | -74,30338 | 397 | 25,70 | 3,46 | 20,00 |
| Deligny | C | 1 | 46,39001 | -73,29984 | 177 | 137,50 | 4,61 | 9,00 |
| Dupuis | C | 0 | 46,03472 | -74,01917 | 329 | 57,00 | 6,25 | 7,50 |
| Echo | C | 0 | 45,88639 | -74,02444 | 237 | 157,50 | 11,31 | 9,10 |
| Francis | C | 0 | 46,52417 | -74,89584 | 299 | 34,00 | 2,76 | 9,00 |
| Gauvin | C | 1 | 46,52285 | -75,37859 | 236 | 389,00 | 18,24 | 22,30 |
| Grande_Baies_des | C | 1 | 46,36348 | -75,12233 | 264 | 375,00 | 40,58 | 52,10 |
| GrandLacNoir | C | 0 | 45,87056 | -74,4525 | 299 | 57,80 | 8,13 | 7,50 |
| Gustave | C | 0 | 45,84765 | -74,33435 | 428 | 21,80 | 3,03 | 16,00 |
| Harrington | C | 1 | 45,85738 | -74,55545 | 237 | 106,90 | 9,18 | 27,00 |
| Hughes | C | 1 | 45,80555 | -74,25166 | 345 | 55,00 | 4,63 | 26,60 |
| Iles_des | C | 1 | 46,45708 | -75,53378 | 207 | 1926,60 | 18,22 | 38,20 |
| Kenny | C | 0 | 45,73694 | -74,295 | 243 | 21,00 | 2,47 | 10,00 |
| LaMinerve | C | 1 | 46,22346 | -75,02874 | 222 | 337,00 | 10,08 | 46,00 |
| Labelle | C | 1 | 46,26517 | -74,81437 | 247 | 794,00 | 47,98 | 65,40 |
| Lamoureux | C | 1 | 46,15515 | -74,64101 | 295 | 16,30 | 2,16 | 10,40 |
| Ludger | C | 0 | 46,12139 | -74,26556 | 372 | 175,80 | 19,65 | 16,70 |
| Mahon | C | 0 | 45,68724 | -76,01252 | 167 | 120,50 | 5,47 | 8,00 |
| Manitou | C | 1 | 46,04791 | -74,36471 | 390 | 411,30 | 26,87 | 23,10 |
| Marry | C | 1 | 45,83008 | -74,29672 | 323 | 6,40 | 1,32 | 10,00 |
| Masson | C | 0 | 46,04055 | -74,0384 | 329 | 263,40 | 19,10 | 45,70 |
| Mercier | C | 1 | 46,19489 | -74,63586 | 220 | 117,00 | 7,35 | 34,00 |
| Milette | C | 0 | 45,97258 | -74,19059 | 329 | 25,60 | 2,78 | 2,00 |
| Montagne_dela | C | 1 | 45,98853 | -74,32421 | 409 | 40,60 | 5,72 | 17,30 |
| Montagne_Noir | C | 0 | 46,20243 | -74,27472 | 457 | 280,20 | 12,16 | 33,80 |
| Morency | C | 0 | 45,92849 | -74,03611 | 274 | 26,00 | 3,06 | 20,00 |
| Nantel | C | 1 | 46,12508 | -74,40884 | 434 | 41,00 | 5,58 | 12,00 |
| Neuf_du | C | 1 | 46,54489 | -75,63429 | 250 | 42,30 | 3,50 | 15,00 |
| NoMan | C | 1 | 45,81963 | -74,38802 | 335 | 13,10 | 2,29 | 4,00 |
| Nominingue_grand | C | 1 | 46,42842 | -74,99229 | 248 | 2211,00 | 35,24 | 36,40 |
| Norddu | C | 0 | 46,05612 | -74,03403 | 329 | 86,70 | 5,81 | 20,60 |
| Ouimet | C | 1 | 46,16905 | -74,59118 | 234 | 159,10 | 7,97 | 23,30 |
| Perodeau | C | 1 | 46,76715 | -75,15495 | 292 | 222,80 | 12,83 | 67,10 |
| PierreAubin | C | 0 | 45,96389 | -74,42083 | 426 | 33,20 | 3,48 | 22,00 |

| | | | | | | | | |
|------------------|----|---|------------|-----------|-----|---------|-------|-------|
| PinRouge_du | C | 0 | 45,96095 | -74,04043 | 335 | 15,00 | 1,98 | 14,00 |
| Pope | C | 1 | 46,59203 | -75,69133 | 247 | 256,00 | 20,47 | 31,00 |
| Proctor | C | 1 | 45,94008 | -74,48037 | 366 | 21,30 | 3,78 | 4,00 |
| Purvis | C | 0 | 45,99198 | -74,08776 | 362 | 19,10 | 2,44 | 20,00 |
| Rainbow | C | 1 | 45,8105 | -74,36637 | 304 | 58,00 | 6,74 | 25,00 |
| Rainbow_petit * | C | 1 | 45,80314 | -74,37954 | 306 | 7,00 | 1,02 | 20,89 |
| Rainbow_d'enHaut | C | 1 | 45,81887 | -74,34147 | 322 | 26,00 | 4,09 | 12,00 |
| Renaud2 | C | 0 | 45,89433 | -74,05122 | 271 | 27,30 | 3,35 | 20,00 |
| Renaud1 | C | 1 | 45 093 098 | -74,19821 | 267 | 13,50 | 1,67 | 10,40 |
| Rond | C | 1 | 45,80158 | -74,39663 | 304 | 29,00 | 2,66 | 8,00 |
| Saint-Paul | C | 1 | 46,68638 | -75,35437 | 240 | 514,70 | 25,57 | 32,80 |
| sauvage | C | 0 | 46,04973 | -74,52275 | 308 | 52,00 | 3,31 | 12,00 |
| Seizeiles_des | C | 1 | 45,89991 | -74,46343 | 286 | 338,20 | 23,77 | 59,00 |
| Spectacles_des | C | 1 | 45,80151 | -74,5323 | 283 | 44,50 | 5,52 | 13,40 |
| Truite_ala | C | 1 | 46,19093 | -74,90178 | 261 | 80,20 | 7,67 | 19,60 |
| Truite_ala_L | C | 0 | 45,92823 | -74,34268 | 426 | 9,90 | 2,16 | 6,00 |
| Wingt_sous | C | 0 | 45,95136 | -74,37196 | 457 | 16,00 | 3,45 | 4,00 |
| Walfred | C | 0 | 46,05472 | -74,07083 | 341 | 14,00 | 2,06 | 4,60 |
| Wentworth | C | 0 | 45,82821 | -74,45174 | 335 | 75,40 | 8,10 | 28,00 |
| Windish | C | 0 | 45,76299 | -74,45729 | 304 | 12,30 | 2,20 | 12,00 |
| Xavier | C | 0 | 46,14744 | -74,73677 | 255 | 117,00 | 9,20 | 48,00 |
| Brome | D | 0 | 45,24861 | -72,51472 | 198 | 1453,00 | 33,20 | 13,10 |
| Waterloo | D | 0 | 45,33452 | -72,51527 | 210 | 150,00 | 9,46 | 4,50 |
| Seigneurial | D | 1 | 45,54799 | -73,32448 | 98 | 41,30 | 3,16 | 5,00 |
| Selby | D | 1 | 45,09351 | -72,8033 | 176 | 111,00 | 4,89 | 10,00 |
| Bataille | E | 1 | 45,66793 | -75,57569 | 206 | 63,00 | 9,44 | 53,00 |
| Blanche_la | IE | 0 | 45,72827 | -75,32462 | 162 | 741,00 | 26,36 | 15,00 |
| Cardinal_du | IE | 0 | 45,84495 | -75,7891 | 208 | 54,00 | 7,17 | 21,00 |
| Cayamant | IE | 1 | 46,11569 | -76,27321 | 194 | 725,00 | 25,29 | 59,00 |
| Cedre_grand | IE | 1 | 46,30599 | -76,11016 | 181 | 794,00 | 30,41 | 38,70 |
| Cedres_petit | IE | 1 | 46,29653 | -76,07803 | 179 | 282,00 | 15,81 | 40,00 |
| Desormeaux | IE | 0 | 46,03618 | -75,94455 | 150 | 138,00 | 5,15 | 19,40 |
| Edja | IE | 0 | 46,18297 | -76,02042 | 167 | 198,70 | 11,05 | 6,00 |
| Ferme_dela | IE | 1 | 45,85482 | -76,42234 | 212 | 103,20 | 10,75 | 16,00 |
| Gauvreau | IE | 1 | 45,65649 | -75,99401 | 148 | 83,00 | 6,29 | 23,00 |
| Hacquard | IE | 1 | 45,92745 | -74,92418 | 243 | 18,00 | 2,88 | 11,80 |
| Hawk * | IE | 1 | 45,80961 | -75,33538 | 225 | 182,60 | 14,24 | 14,50 |
| Herney | IE | 0 | 46,03056 | -75,92416 | 150 | 1232,00 | 40,14 | 33,40 |
| hughes_petit | IE | 0 | 45,84061 | -76,45914 | 197 | 31,00 | 2,51 | 26,00 |
| Iroquois | IE | 0 | 46,04653 | -75,17153 | 256 | 142,00 | 9,31 | 26,00 |
| Johnston | IE | 0 | 45,71618 | -75,98137 | 146 | 78,50 | 6,98 | 34,00 |
| Loups_des | IE | 1 | 45,68212 | -76,19944 | 195 | 109,00 | 5,63 | 9,00 |
| Mc Cuaig | IE | 0 | 45,83389 | -76,44861 | 199 | 65,00 | 4,46 | 30,00 |
| Noir | IE | 0 | 46,0079 | -75,9451 | 150 | 57,00 | 3,59 | 8,10 |

| | | | | | | | | |
|---------------|---|---|----------|-----------|-----|--------|-------|-------|
| Orignal_del' | E | 0 | 45,87507 | -75,59871 | 197 | 36,00 | 4,40 | 13,00 |
| Preston_petit | E | 0 | 46,042 | -75,04305 | 210 | 115,00 | 12,06 | 15,50 |
| Profond | E | 1 | 46,15462 | -76,1018 | 180 | 104,00 | 6,10 | 35,05 |
| Pêche(la) | E | 1 | 45,62401 | -76,18399 | 181 | 697,00 | 40,38 | 21,00 |
| Rheaume | E | 1 | 45,67836 | -75,56817 | 203 | 118,40 | 17,34 | 20,00 |
| Sinclair | E | 1 | 45,78223 | -76,15321 | 239 | 286,30 | 22,33 | 37,00 |
| Vert | E | 0 | 45,99583 | -75,9408 | 154 | 129,00 | 8,35 | 22,60 |
| Vert | E | 1 | 45,84206 | -75,22497 | 237 | 106,60 | 14,22 | 43,28 |
| Victoria | E | 0 | 46,07758 | -75,9584 | 151 | 144,00 | 9,22 | 7,70 |

* : la profondeur maximale pour les lacs Hawk et petit Rainbow a été obtenue à l'aide de la régression multiple dont la formule est présentée dans l'annexe 3

ANNEXE 2 (suite)

Liste des lacs étudiés avec les données physico-chimiques. Lat. : latitude ; Long.: longitude ; Chla: chlorophylle *a* ; Secchi : transparence de l'eau ; PT : phosphore total ; DOC : Dissolved Organic Carbon (carbone organique dissous). Les régions administratives ont été codées comme il suit :

À : Estrie ; B : Lanaudière ; C : Laurentides ; D : Montérégie ; E: Outaouais. 1 : présence de *C. sowerbyi* ; 0 : absence de *C. sowerbyi*.

| Nom des lacs | Région | Méduses | Lat. | Long. | Chla (µg/l) | Secchi (m) | PT (µg/l) | DOC (mg/l) |
|---------------|--------|---------|----------|-----------|----------------|---------------|--------------|---------------|
| Argent | A | 1 | 45,64198 | -71,59635 | 2,07 | 3,31 | 7,55 | 4,98 |
| Aylmer | A | 0 | 45,80865 | -71,34412 | 3,73 | 1,85 | 17,33 | 9,97 |
| Bowker | A | 0 | 45,42062 | -72,21526 | 2,28 | 8,83 | 5,07 | 3,80 |
| Elgin | A | 1 | 45,74762 | -71,33683 | 3,74 | 4,00 | 8,00 | 7,32 |
| Fortin | A | 1 | 46,11772 | -70,85633 | 7,07 | 2,20 | 12,50 | 7,40 |
| Huit | A | 0 | 46,09205 | -71,20332 | 4,02 | 4,25 | 12,50 | 9,37 |
| Leclerc | A | 0 | 45,40514 | -72,19693 | 10,31 | 3,35 | 15,83 | 4,51 |
| Orford | A | 1 | 45,29706 | -72,27136 | 1,55 | 5,25 | 6,00 | 3,78 |
| Simoneau | A | 0 | 45,41198 | -72,1899 | 2,44 | 5,25 | 6,47 | 4,11 |
| Sittelles_des | A | 1 | 45,24294 | -72,27039 | 2,25 | 3,70 | 7,42 | 5,17 |
| Stoke | A | 0 | 45,51854 | -71,81101 | 11,99 | 1,73 | 16,80 | 5,59 |
| Sugarloaf | A | 1 | 45,12523 | -72,33383 | 3,73 | 3,26 | 12,56 | 3,80 |
| Trois_lacs | A | 0 | 45,80189 | -71,89358 | 7,03 | 1,65 | 25,13 | 8,27 |
| Truite_ala_E | A | 1 | 45,34444 | -72,15139 | 2,87 | 4,13 | 7,58 | 6,65 |
| Brule | B | 0 | 46,11633 | -73,7889 | 2,60 | 3,50 | 3,30 | 4,50 |
| Grenier | B | 1 | 46,14583 | -73,91583 | 2,00 | 3,40 | 4,00 | 5,10 |
| Achigan (de) | C | 0 | 45,94138 | -73,96944 | 1,92 | 3,50 | 13,36 | 5,23 |
| Aigle_l' | C | 0 | 46,11005 | -75,45827 | 1,80 | 5,30 | 3,80 | 5,80 |
| Allard | C | 0 | 46,46861 | -75,09417 | 3,10 | 4,10 | 4,10 | 4,90 |
| Argente | C | 0 | 45,86149 | -74,46494 | 1,70 | 6,40 | 6,40 | 4,60 |
| Ashton | C | 0 | 46,065 | -73,96861 | 2,90 | 4,50 | 7,00 | 3,70 |
| Barron | C | 0 | 45,78278 | -74,22639 | 2,75 | 3,45 | 9,45 | 4,05 |
| Bessette | C | 0 | 46,17815 | -74,6646 | 1,90 | 6,20 | 4,70 | 2,90 |
| Bleu | C | 0 | 45,88625 | -73,98265 | 7,86 | 2,50 | 21,40 | 6,38 |
| Boeuf | C | 0 | 46,20628 | -74,25997 | 1,65 | 6,00 | 15,26 | 3,51 |
| Boileau | C | 1 | 46,13897 | -74,40429 | 6,15 | 1,80 | 13,00 | 6,61 |
| BoisFranc | C | 0 | 45,96243 | -74,3434 | 2,40 | 5,30 | 3,90 | 2,60 |
| Boisseau | C | 0 | 46,18111 | -74,81805 | 2,30 | 5,10 | 4,30 | 5,50 |
| Brunet | C | 0 | 46,07343 | -74,06258 | 6,06 | 1,30 | 25,52 | 3,62 |
| Cache | C | 1 | 46,35825 | -74,65825 | 2,50 | 3,40 | 5,00 | 4,80 |

| | | | | | | | | |
|------------------|---|---|----------|-----------|------|------|-------|------|
| Cerf_petit | C | 1 | 46,29895 | -75,5242 | 1,20 | 6,40 | 2,80 | 3,20 |
| Chapleau | C | 1 | 46,22643 | -74,94482 | 2,26 | 3,96 | 12,80 | 4,14 |
| chevreuils | C | 0 | 45,89667 | -74,32667 | 3,40 | 3,90 | 8,50 | 4,40 |
| Clair | C | 0 | 46,09225 | -74,06099 | 1,50 | 6,70 | 4,10 | 3,00 |
| Cœur_du | C | 1 | 45,94691 | -74,39468 | 2,40 | 3,50 | 7,00 | 4,40 |
| Connelly | C | 1 | 45,89782 | -73,9646 | 2,03 | 3,50 | 22,78 | 5,60 |
| cornes_des | C | 1 | 46,743 | -75,14211 | 1,64 | 7,60 | 3,30 | 3,80 |
| Croche_1 | C | 1 | 45,99174 | -74,01405 | 1,50 | 4,50 | 10,67 | 8,46 |
| Cromwell | C | 0 | 45,99063 | -74,00533 | 1,73 | 2,50 | 22,30 | 7,51 |
| Curran | C | 1 | 45,75839 | -74,33471 | 1,80 | 5,20 | 2,80 | 2,20 |
| de la Cabane | C | 0 | 45,97806 | -74,30338 | 2,20 | 4,50 | 4,00 | 3,70 |
| Deligny | C | 1 | 46,39001 | -73,29984 | 3,30 | 4,30 | 7,10 | 4,30 |
| Dupuis | C | 0 | 46,03472 | -74,01917 | 2,19 | 2,50 | 23,31 | 9,29 |
| Echo | C | 0 | 45,88639 | -74,02444 | 5,10 | 3,00 | 9,00 | 5,91 |
| Francis | C | 0 | 46,52417 | -74,89584 | 2,80 | 3,10 | 8,30 | 6,20 |
| Gauvin | C | 1 | 46,52285 | -75,37859 | 2,00 | 5,00 | 5,90 | 4,90 |
| Grande_Baies_des | C | 1 | 46,36348 | -75,12233 | 1,80 | 3,10 | 10,20 | 4,90 |
| GrandLacNoir | C | 0 | 45,87056 | -74,4525 | 2,65 | 3,50 | 19,74 | 5,74 |
| Gustave | C | 0 | 45,84765 | -74,33435 | 3,30 | 3,70 | 5,80 | 4,70 |
| Harrington | C | 1 | 45,85738 | -74,55545 | 2,30 | 4,40 | 2,40 | 4,50 |
| Hughes | C | 1 | 45,80555 | -74,25166 | 3,40 | 4,40 | 5,20 | 5,40 |
| Iles_des | C | 1 | 46,45708 | -75,53378 | 3,35 | 5,10 | 9,90 | 5,45 |
| Kenny | C | 0 | 45,73694 | -74,295 | 2,60 | 4,20 | 4,00 | 4,40 |
| LaMinerve | C | 1 | 46,22346 | -75,02874 | 2,20 | 5,20 | 3,60 | 5,10 |
| Labelle | C | 1 | 46,26517 | -74,81437 | 2,20 | 5,50 | 4,80 | 4,30 |
| Lamoureux | C | 1 | 46,15515 | -74,64101 | 2,30 | 4,20 | 6,00 | 3,40 |
| Ludger | C | 0 | 46,12139 | -74,26556 | 1,68 | 3,00 | 12,84 | 6,74 |
| Mahon | C | 0 | 45,68724 | -76,01252 | 3,40 | 3,60 | 12,00 | 6,10 |
| Manitou | C | 1 | 46,04791 | -74,36471 | 1,70 | 7,00 | 4,20 | 2,20 |
| Marry | C | 1 | 45,83008 | -74,29672 | 2,57 | 3,90 | 12,56 | 3,26 |
| Masson | C | 0 | 46,04055 | -74,0384 | 1,46 | 3,00 | 19,48 | 6,44 |
| Mercier | C | 1 | 46,19489 | -74,63586 | 1,60 | 6,40 | 2,70 | 3,60 |
| Millette | C | 0 | 45,97258 | -74,19059 | 4,40 | 2,30 | 8,30 | 6,10 |
| Montagne_dela | C | 1 | 45,98853 | -74,32421 | 5,87 | 6,80 | 14,50 | 5,02 |
| Montagne_Noir | C | 0 | 46,20243 | -74,27472 | 1,07 | 8,50 | 5,40 | 2,07 |
| Morency | C | 0 | 45,92849 | -74,03611 | 5,12 | 5,50 | 17,19 | 4,10 |
| Nantel | C | 1 | 46,12508 | -74,40884 | 5,85 | 2,50 | 7,15 | 3,65 |
| Neuf_du | C | 1 | 46,54489 | -75,63429 | 1,35 | 4,40 | 5,25 | 7,95 |
| NoMan | C | 1 | 45,81963 | -74,38802 | 4,20 | 2,40 | 7,90 | 5,70 |
| Nominingue_grand | C | 1 | 46,42842 | -74,99229 | 2,71 | 3,80 | 6,30 | 4,20 |
| Norddu | C | 0 | 46,05612 | -74,03403 | 1,07 | 3,00 | 17,06 | 7,58 |
| Ouimet | C | 1 | 46,16905 | -74,59118 | 2,00 | 3,40 | 3,90 | 4,60 |
| Perodeau | C | 1 | 46,76715 | -75,15495 | 1,10 | 7,70 | 2,30 | 3,60 |
| PierreAubin | C | 0 | 45,96389 | -74,42083 | 1,50 | 4,80 | 4,20 | 3,00 |

| | | | | | | | | |
|------------------|----|---|------------|-----------|-------|------|-------|-------|
| PinRouge_du | C | 0 | 45,96095 | -74,04043 | 2,63 | 1,50 | 9,40 | 6,06 |
| Pope | C | 1 | 46,59203 | -75,69133 | 2,90 | 4,40 | 9,70 | 5,50 |
| Proctor | C | 1 | 45,94008 | -74,48037 | 4,19 | 3,60 | 8,88 | 3,82 |
| Purvis | C | 0 | 45,99198 | -74,08776 | 1,50 | 6,00 | 3,30 | 3,10 |
| Rainbow | C | 1 | 45,8105 | -74,36637 | 2,80 | 5,20 | 6,00 | 4,60 |
| Rainbow_petit | C | 1 | 45,80314 | -74,37954 | 3,00 | 4,40 | 4,60 | 4,00 |
| Rainbow_d'enHaut | C | 1 | 45,81887 | -74,34147 | 3,90 | 5,00 | 7,60 | 4,50 |
| Renaud2 | C | 0 | 45,89433 | -74,05122 | 2,90 | 3,40 | 5,60 | 3,70 |
| Renaud1 | C | 1 | 45 093 098 | -74,19821 | 5,42 | 3,20 | 14,23 | 6,63 |
| Rond | C | 1 | 45,80158 | -74,39663 | 3,00 | 3,20 | 5,70 | 6,50 |
| Saint-Paul | C | 1 | 46,68638 | -75,35437 | 4,55 | 4,85 | 8,50 | 6,05 |
| sauvage | C | 0 | 46,04973 | -74,52275 | 1,20 | 6,50 | 7,10 | 3,40 |
| Seizeilles_des | C | 1 | 45,89991 | -74,46343 | 1,20 | 5,00 | 13,81 | 4,22 |
| Spectacles_des | C | 1 | 45,80151 | -74,5323 | 2,05 | 5,10 | 4,60 | 5,30 |
| Truite_ala | C | 1 | 46,19093 | -74,90178 | 5,21 | 2,60 | 14,30 | 4,93 |
| Truite_ala_L | C | 0 | 45,92823 | -74,34268 | 3,90 | 2,60 | 10,00 | 4,93 |
| Vingt_sous | C | 0 | 45,95136 | -74,37196 | 3,30 | 4,10 | 8,30 | 2,60 |
| Walfred | C | 0 | 46,05472 | -74,07083 | 1,93 | 2,50 | 15,04 | 6,55 |
| Wentworth | C | 0 | 45,82821 | -74,45174 | 2,20 | 7,00 | 3,40 | 4,30 |
| Windish | C | 0 | 45,76299 | -74,45729 | 5,51 | 3,90 | 9,21 | 6,11 |
| Xavier | C | 0 | 46,14744 | -74,73677 | 1,20 | 7,60 | 1,90 | 2,40 |
| Brome | D | 0 | 45,24861 | -72,51472 | 3,09 | 3,50 | 18,11 | 3,78 |
| Waterloo | D | 0 | 45,33452 | -72,51527 | 16,25 | 1,10 | 33,30 | 7,36 |
| Seigneurial | D | 1 | 45,54799 | -73,32448 | 4,80 | 3,20 | 10,10 | 3,10 |
| Selby | D | 1 | 45,09351 | -72,8033 | 6,60 | 2,50 | 13,00 | 5,30 |
| Bataille | E | 1 | 45,66793 | -75,57569 | 2,66 | 3,50 | 8,40 | 4,55 |
| Blanche_la | E | 0 | 45,72827 | -75,32462 | 3,20 | 4,40 | 5,20 | 4,30 |
| Cardinal_du | E | 0 | 45,84495 | -75,7891 | 2,00 | 6,10 | 4,90 | 3,00 |
| Cayamant | E | 1 | 46,11569 | -76,27321 | 1,70 | 6,20 | 3,90 | 3,10 |
| Cedre_grand | E | 1 | 46,30599 | -76,11016 | 1,90 | 5,80 | 4,30 | 4,60 |
| Cedres_petit | E | 1 | 46,29653 | -76,07803 | 1,20 | 6,20 | 4,60 | 4,20 |
| Desormeaux | E | 0 | 46,03618 | -75,94455 | 5,20 | 4,00 | 31,75 | 9,33 |
| Edja | E | 0 | 46,18297 | -76,02042 | 1,20 | 7,30 | 3,90 | 3,50 |
| Ferme_dela | E | 1 | 45,85482 | -76,42234 | 2,50 | 5,30 | 5,30 | 3,00 |
| Gauvreau * | E | 1 | 45,65649 | -75,99401 | 5,68 | 1,60 | 32,25 | 11,67 |
| Hacquard | E | 1 | 45,92745 | -74,92418 | 4,80 | 4,60 | 5,00 | 4,20 |
| Hawk | E | 1 | 45,80961 | -75,33538 | 1,00 | 7,90 | 1,60 | 2,80 |
| Heney | E | 0 | 46,03056 | -75,92416 | 4,51 | 4,50 | 25,51 | 5,15 |
| hughes_petit | E | 0 | 45,84061 | -76,45914 | 1,00 | 6,20 | 3,60 | 2,80 |
| Iroquois | IE | 0 | 46,04653 | -75,17153 | 2,40 | 3,20 | 5,40 | 7,20 |
| Johnston | IE | 0 | 45,71618 | -75,98137 | 2,70 | 3,30 | 8,90 | 6,20 |
| Loups_des | E | 1 | 45,68212 | -76,19944 | 4,15 | 4,50 | 9,40 | 4,90 |
| McCuaig | IE | 0 | 45,83389 | -76,44861 | 1,00 | 6,70 | 3,60 | 2,00 |
| Noir | IE | 0 | 46,0079 | -75,9451 | 4,37 | 4,00 | 23,91 | 7,07 |

| | | | | | | | | |
|---------------|---|---|----------|-----------|------|------|-------|------|
| Orignal_del' | E | 0 | 45,87507 | -75,59871 | 2,00 | 5,00 | 4,10 | 3,40 |
| Preston_petit | E | 0 | 46,042 | -75,04305 | 1,40 | 5,50 | 2,90 | 4,40 |
| Profond | E | 1 | 46,15462 | -76,1018 | 1,00 | 8,10 | 2,40 | 3,03 |
| Pêche (la) | E | 1 | 45,62401 | -76,18399 | 3,00 | 3,00 | 6,10 | 5,70 |
| Rheaume | E | 1 | 45,67836 | -75,56817 | 2,85 | 3,30 | 12,90 | 4,10 |
| Sinclair | E | 1 | 45,78223 | -76,15321 | 1,70 | 5,70 | 3,30 | 4,60 |
| Vert | E | 0 | 45,99583 | -75,9408 | 8,19 | 5,00 | 12,85 | 5,54 |
| Vert | E | 1 | 45,84206 | -75,22497 | 1,00 | 8,80 | 3,90 | 2,90 |
| Victoria | E | 0 | 46,07758 | -75,9584 | 2,20 | 4,25 | 38,38 | 6,60 |

* : le carbone organique dissous pour le lac Gauvreau a été obtenu à l'aide de la régression multiple dont la formule est présentée dans l'annexe 3.

ANNEXE 2 (suite)

Liste des 88 lacs ayant connu les blooms des méduses d'eau douce selon les observations collectées.
 Rég. adm. : Région administrative ; Coord. géo. : Coordonnées géographiques ; MRC: Municipalité régionale des comtés.

| Nom | Municipalité | MRC | Rég. adm. | Coord. géo |
|--------------------------------|--|-----------------------------|-------------------------|-------------------------|
| Argent, Lac d' | Dudswell (Municipalité) | Le Haut-Saint-François | Estrie | 45° 38' 29" 71° 35' 46" |
| Bataille, Lac | Val-des-Monts (Municipalité) | Les Collines-de-l'Outaouais | Outaouais | 45° 40' 10" 75° 34' 21" |
| Bitobi, Lac | Gracefield (Ville) | La Vallée-de-la-Gatineau | Outaouais | 46° 06' 13" 75° 56' 48" |
| Blanc, Lac | Notre-Dame-de-la-Merci (Municipalité) | Matawinie | Lanaudière | 46° 16' 15" 73° 59' 30" |
| Boileau, Lac | Lac-Supérieur (Municipalité) | Les Laurentides | Laurentides | 46° 08' 19" 74° 24' 16" |
| Caché (Centre de villégiature) | La Macaza (Municipalité) | Antoine-Labelle | Laurentides | 46° 20' 58" 74° 39' 20" |
| Campion, Lac | Notre-Dame-du-Laas (Municipalité) | Antoine-Labelle | Laurentides | 46° 07' 32" 75° 38' 54" |
| Cayamant, Lac | Cayamant (Municipalité) | La Vallée-de-la-Gatineau | Outaouais | 46° 06' 23" 76° 16' 38" |
| Cèdres, Grand lac des | Messines (Municipalité) | La Vallée-de-la-Gatineau | Outaouais | 46° 18' 04" 76° 06' 54" |
| Cèdres, Petit lac des | Messines (Municipalité) | La Vallée-de-la-Gatineau | Outaouais | 46° 17' 30" 76° 04' 49" |
| Cerf, Petit lac du | Lac-du-Cerf (Municipalité) | Antoine-Labelle | Laurentides | 46° 17' 13" 75° 31' 59" |
| Chapleau (Hameau) | La Minerve (Municipalité) | Les Laurentides | Laurentides | 46° 14' 54" 74° 56' 14" |
| Clairval, Lac | Saguenay (Ville)(Laterrière) | Saguenay | Saguenay-Lac-Saint-Jean | 48° 17' 46" 71° 10' 23" |
| Cœur, Lac du | Saint-Adolphe-d'Howard (Municipalité) | Les Pays-d'en-Haut | Laurentides | 45° 56' 38" 74° 23' 52" |
| Connelly, Lac | Saint-Hippolyte (Municipalité) | La Rivière-du-Nord | Laurentides | 45° 53' 51" 73° 57' 54" |

| | | | | |
|---------------------------------|--|-----------------------------|----------------------|-------------------------|
| Cornes, Lac des | Chute-Saint-Philippe (Municipalité) | Antoine-Labelle | Laurentides | 46° 43' 26" 75° 09' 18" |
| Crépeau, Lac | Saint-Alphonse-Rodriguez (Municipalité) | Matawinie | Lanaudière | 46° 11' 58" 73° 46' 12" |
| Croche, Lac | Saint-Hippolyte (Municipalité) | La Rivière-du-Nord | Laurentides | 45° 59' 34" 74° 00' 31" |
| Curran, Lac | Wentworth (Municipalité de canton) | Argenteuil | Laurentides | 45° 45' 28" 74° 20' 19" |
| Danford, Petit lac | Kazabazua (Municipalité) | La Vallée-de-la-Gatineau | Outaouais | 45° 56' 22" 76° 07' 17" |
| Deligny (Hameau) | Mandeville (Municipalité) | D'Auray | Lanaudière | 46° 23' 23" 73° 17' 20" |
| Désert, Lac | Lac-Pythonga (Territoire non organisé) | La Vallée-de-la-Gatineau | Outaouais | 46° 34' 22" 76° 19' 18" |
| École, Lac de l' | Saint-Aimé-du-Lac-des-Îles (Municipalité) | Antoine-Labelle | Laurentides | 46° 25' 30" 75° 34' 32" |
| Elgin, Lac | Stratford (Municipalité de canton) | Le Granit | Estrie | 45° 44' 54" 71° 20' 10" |
| Escalier, Réservoir l' | Bowman (Municipalité) | Papineau | Outaouais | 45° 51' 44" 75° 39' 53" |
| Ferme, Lac de la | Otter Lake (Municipalité) | Pontiac | Outaouais | 45° 51' 12" 76° 24' 56" |
| Fortin (Centre de villégiature) | Saint-Victor (Municipalité) | Robert-Cliche | Chaudière-Appalaches | 46° 07' 11" 70° 51' 53" |
| Gauvin, Lac | Lac-des-Écorces (Municipalité) | Antoine-Labelle | Laurentides | 46° 31' 20" 75° 22' 40" |
| Gauvreau, Lac | La Pêche (Municipalité) | Les Collines-de-l'Outaouais | Outaouais | 45° 39' 20" 75° 59' 40" |
| Grandes Baies, Lac des | Nominingue (Municipalité) | Antoine-Labelle | Laurentides | 46° 22' 23" 75° 06' 54" |
| Grenier, Lac | Chertsey (Municipalité) | Matawinie | Lanaudière | 46° 08' 45" 73° 54' 46" |
| Hacquard, Lac | Saint-Émile-de-Suffolk (Municipalité) | Papineau | Outaouais | 45° 55' 36" 74° 55' 31" |
| Harrington, Lac | Harrington (Municipalité de canton) | Argenteuil | Laurentides | 45° 51' 41" 74° 33' 19" |
| Hawk, Lac | Mulgrave-et-Derry (Municipalité) | Papineau | Outaouais | 45° 48' 21" 75° 20' 24" |

| | | | | |
|---------------------------------|--|-----------------------------|-------------------------|-------------------------|
| Hughes, Lac | Otter Lake (Municipalité) | Pontiac | Outaouais | 45° 51' 12" 76° 26' 59" |
| Hughes, Lac | Gore (Municipalité de canton) | Argenteuil | Laurentides | 45° 48' 20" 74° 15' 06" |
| Îles, Lac des | Mont-Laurier (Ville) | Antoine-Labelle | Laurentides | 46° 27' 47" 75° 32' 17" |
| Îles, Lac des | Ferme-Neuve (Municipalité) | Antoine-Labelle | Laurentides | 46° 43' 27" 75° 34' 03" |
| Jolicœur, Lac | Mont-Tremblant (Ville) | Les Laurentides | Laurentides | 46° 06' 41" 74° 32' 27" |
| Labelle, Lac | Labelle (Municipalité) | Les Laurentides | Laurentides | 46° 13' 44" 74° 51' 16" |
| Lacroix, Lac | Cayamant (Municipalité) | La Vallée-de-la-Gatineau | Outaouais | 46° 12' 27" 76° 12' 19" |
| La Minerve, Lac | Lac-Ernest (Territoire non organisé) | Antoine-Labelle | Laurentides | 46° 13' 18" 75° 01' 46" |
| Lamoureux, Lac | Mont-Tremblant (Ville) | Les Laurentides | Laurentides | 46° 09' 16" 74° 38' 30" |
| Loups, Lac des | La Pêche (Municipalité) | Les Collines-de-l'Outaouais | Outaouais | 45° 40' 49" 76° 12' 21" |
| Manitou, Lac | Ivry-sur-le-Lac (Municipalité) | Les Laurentides | Laurentides | 46° 03' 36" 74° 22' 30" |
| Mary, Lac | Mille-Isles (Municipalité) | Argenteuil | Laurentides | 45° 49' 47" 74° 17' 49" |
| McAuley, Lac | Kazabazua (Municipalité) | La Vallée-de-la-Gatineau | Outaouais | 45° 58' 36" 76° 07' 59" |
| McConnell, Lac | Kazabazua (Municipalité) | La Vallée-de-la-Gatineau | Outaouais | 45° 56' 18" 76° 07' 47" |
| McPhee, Lac | Lac-du-Cerf (Municipalité) | Antoine-Labelle | Laurentides | 46° 15' 58" 75° 28' 13" |
| Mercier, Lac | Mont-Tremblant (Ville) | Les Laurentides | Laurentides | 46° 11' 55" 74° 38' 36" |
| Minogami, Lac | Saint-Mathieu-du-Parc (Municipalité) | Maskinongé | Mauricie | 46° 39' 46" 72° 52' 37" |
| Montagne, Lac de la | Saint-Adolphe-d'Howard (Municipalité) | Les Pays-d'en-Haut | Laurentides | 45° 59' 34" 74° 19' 20" |
| Mulet, Lac du | Mont-Valin (Territoire non organisé) | Le Fjord-du-Saguenay | Saguenay-Lac-Saint-Jean | 48° 54' 08" 70° 09' 46" |
| Nantel (Centre de villégiature) | Saint-Faustin-Lac-Carré (Municipalité) | Les Laurentides | Laurentides | 46° 07' 41" 74° 25' 06" |
| Neil, Lac | Alleyne-et-Cawood (Municipalité) | Pontiac | Outaouais | 45° 57' 13" 76° 09' 56" |

| | | | | |
|--|-------------------------------------|-----------------------------|-------------|-------------------------|
| Neuf, Lac du | Mont-Laurier (Ville) | Antoine-Labelle | Laurentides | 46° 32' 41" 75° 38' 07" |
| No Man, Lac | Wentworth (Municipalité de canton) | Argenteuil | Laurentides | 45° 49' 11" 74° 23' 23" |
| Noir, Lac | Rivière-Rouge (Ville) | Antoine-Labelle | Laurentides | 46° 30' 27" 74° 57' 21" |
| Nominingue, Grand lac | Nominingue (Municipalité) | Antoine-Labelle | Laurentides | 46° 25' 55" 74° 58' 50" |
| Orford, Lac | Austin (Municipalité) | Memphrémagog | Estrie | 45° 17' 41" 72° 16' 17" |
| Ouimet, Lac | Mont-Tremblant (Ville) | Les Laurentides | Laurentides | 46° 10' 05" 74° 35' 14" |
| Ours, Lac d' (remplacé par :Leslie, Lac) | Litchfield (Municipalité) | Pontiac | Outaouais | 45° 50' 50" 76° 32' 01" |
| Pêche, Lac la | Pontiac (Municipalité) | Les Collines-de-l'Outaouais | Outaouais | 45° 37' 36" 76° 11' 21" |
| Péroudeau, Lac | Chute-Saint-Philippe (Municipalité) | Antoine-Labelle | Laurentides | 46° 45' 33" 75° 09' 21" |
| Pilon, Lac | Sainte-Adèle (Ville) | Les Pays-d'en-Haut | Laurentides | 45° 59' 49" 74° 01' 20" |
| Pope, Lac | Mont-Laurier (Ville) | Antoine-Labelle | Laurentides | 46° 36' 03" 75° 41' 31" |
| Proctor, Lac | Montcalm (Municipalité) | Les Laurentides | Laurentides | 45° 56' 24" 74° 28' 45" |
| Profond, Lac | Gracefield (Ville) | La Vallée-de-la-Gatineau | Outaouais | 46° 09' 17" 76° 06' 05" |
| Rainbow, Lac | Wentworth (Municipalité de canton) | Argenteuil | Laurentides | 45° 48' 34" 74° 21' 56" |
| Rainbow, Petit lac | Wentworth (Municipalité de canton) | Argenteuil | Laurentides | 45° 48' 07" 74° 22' 44" |
| Rainbow d'en Haut, Lac | Wentworth (Municipalité de canton) | Argenteuil | Laurentides | 45° 49' 19" 74° 20' 20" |
| Renaud, Lac | Sainte-Adèle (Ville) | Les Pays-d'en-Haut | Laurentides | 45° 55' 54" 74° 12' 00" |
| Rhéaume, Lac | Val-des-Monts (Municipalité) | Les Collines-de-l'Outaouais | Outaouais | 45° 40' 42" 75° 34' 07" |
| Rond | Wentworth-Nord (Municipalité) | Argenteuil | Laurentides | 45° 48' 01" 74° 23' 48" |
| Saint-Louis, Lac | Châteauguay (Ville) | Roussillon | Montérégie | 45° 24' 05" 73° 48' 52" |

| | | | | |
|----------------------|---|-------------------------------|-------------|-------------------------|
| Saint-Paul, Lac | Lac-Saint-Paul (Municipalité) | Antoine-Labelle | Laurentides | 46° 42' 21" 75° 20' 16" |
| Seigneurial, Lac | Saint-Bruno-de- Montarville (Ville) | Longueuil | Montréal | 45° 32' 49" 73° 19' 30" |
| Seize-Îles, Lac-des | Lac-des-Seize-Îles (Municipalité) | Les Pays-d'en- Haut | Laurentides | 45° 54' 00" 74° 28' 00" |
| Selby, Lac | Dunham (Ville) | Brome- Missisquoi | Montréal | 45° 05' 42" 72° 48' 06" |
| Sept Frères, Lac des | Nominingue (Municipalité) | Antoine-Labelle | Laurentides | 46° 20' 23" 75° 09' 47" |
| Sinclair, Lac | La Pêche (Municipalité) | Les Collines- de-l'Ontario | Ontario | 45° 46' 53" 76° 09' 09" |
| Sittelles, Lac des | Austin (Municipalité) | Memphrémagog | Estrie | 45° 14' 46" 72° 16' 07" |
| Spectacles, Lac | Harrington (Municipalité de canton) | Argenteuil | Laurentides | 45° 48' 09" 74° 31' 39" |
| Sugar Loaf, Étang | Potton (Municipalité de canton) | Memphrémagog | Estrie | 45° 07' 28" 72° 20' 02" |
| Toote, Lac | Thorne (Municipalité) | Pontiac | Ontario | 45° 48' 39" 76° 22' 43" |
| Truite, Lac à la | La Minerve (Municipalité) | Les Laurentides | Laurentides | 46° 11' 24" 74° 54' 24" |
| Truite, Lac à la | Orford (Municipalité de canton) | Memphrémagog | Estrie | 45° 20' 42" 72° 09' 04" |
| Vert, Lac | Montpellier (Municipalité) | Papineau | Ontario | 45° 49' 59" 75° 13' 38" |

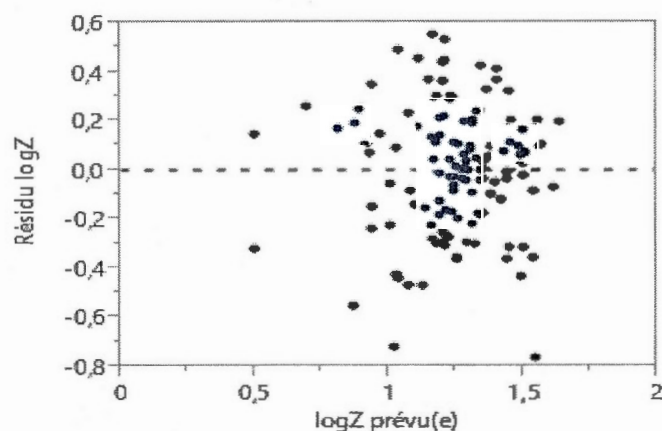
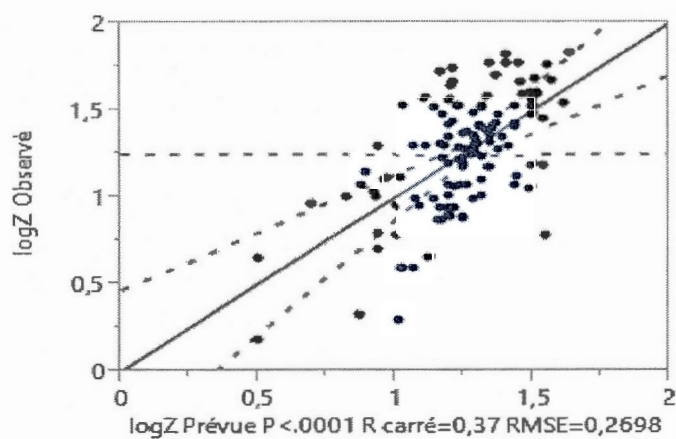
ANNEXE 3

Résultats de la régression multiple pour la profondeur maximale :

$$\text{Log } Z_{\text{max}} = 0.50 \pm 0.25 + (-0.28 \pm 0.13)\text{logChla} + (-0.19 \pm 0.12)\text{logPT} + (0.68 \pm 0.21)\text{logDOC} + (0.94 \pm 0.20)\text{logSecchi}.$$

Avec : $R^2 = 0.35$; $n = 123$; $p < 0.0001$

LogZmax = log₁₀ de la valeur de la profondeur maximale du lac ; LogChla = log₁₀ de la valeur de la chlorophylle a ; LogPT = log₁₀ de la valeur du phosphore total ; LogDOC = log₁₀ de la valeur du carbone organique dissous ; LogSecchi = log₁₀ de la valeur de la transparence de l'eau du lac.

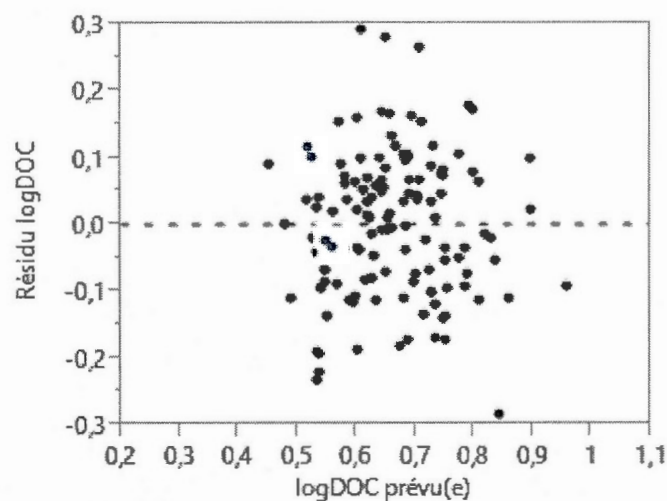
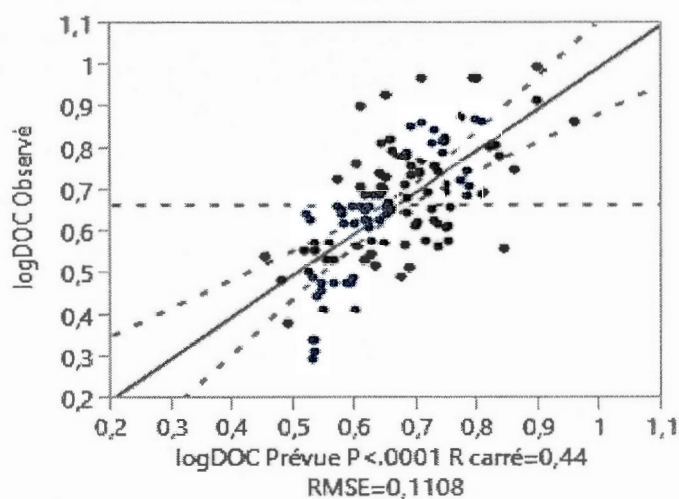


Résultats de la régression multiple pour le carbone organique dissous :

$$\text{Log DOC} = 0,57901 \pm 0,09 + (0,03 \pm 0,05) \log \text{Chla} + (0,18 \pm 0,05) \log \text{PT} + (0,11 \pm 0,04) \log \text{Zmax} + (-0,38 \pm 0,09) \log \text{Secchi}.$$

Avec; $R^2 = 0.42$ $n = 123$ $p < 0.0001$

LogZmax = \log_{10} de la valeur de la profondeur maximale du lac ; LogChla = \log_{10} de la valeur de la chlorophylle a ; LogPT = \log_{10} de la valeur du phosphore total ; LogDOC = \log_{10} de la valeur du carbone organique dissous ; LogSecchi = \log_{10} de la valeur de la transparence de l'eau du lac.



ANNEXE 4

Résultats de l'application de l'analyse de l'arbre de classification et régression : Réponse binaire sur l'occurrence de blooms dans 127 lacs (objet) avec huit variables explicatives. L'arbre présente jusqu'à 411 branches. Les Astérix indiquent les branches terminales. Chaque ligne contient de gauche à droite : le numéro d'ordre de branche, source de la division (variable et condition logique), nombre d'objets dans la branche, la classe la mieux présentée dans la branche (dans notre cas 0 ou 1) et les proportions pour chaque classe. les variables explicatives utilisées dans ce modèle sont : Chla: chlorophylle 'a', Secchi : transparence de l'eau ; PT : phosphore total ; DOC : Dissolved Organic Carbon (carbone organique dissous) ; Altitude ; Périmètre ; profondeur maximale (Zmax) et la superficie du lac (surface).

n= 127

node), split, n, loss, yval, (yprob)
* denotes terminal node

```
1) root 129 67 0 (0.51162791 0.48837209)
  2) PT>=14.77 22 2 0 (0.90909091 0.09090909) *
    4) Zmax< 19.7 15 0 0.0261000 0.97390000*
    5) Zmax>= 19.7 7 1 0.6510000 0.34914000
  3) PT< 14.77 105 46 1 (0.42990654 0.57009346)
    6) surface< 281.1 84 42 0 (0.5357143 0.4642857)
      12) chl a< 4.085 70 30 0 (0.57142857 0.42857143)
        24) Altitude>=360.5 16 2 0 (0.87500000 0.12500000) *
        25) Altitude< 360.5 54 26 1 (0.48148148 0.51851852)
          50) Altitude< 211 14 4 0 (0.71428571 0.28571429) *
          51) Altitude>=211 40 16 1 (0.40000000 0.60000000)
            102) Altitude>=251 31 15 1 (0.48387097 0.51612903)
              204) Altitude< 271.5 8 1 0 (0.87500000 0.12500000) *
              205) Altitude>=271.5 23 8 1 (0.34782609 0.65217391)
                410) Secchi>=5.225 7 2 0 (0.71428571 0.28571429) *
                411) Secchi< 5.225 16 3 1 (0.18750000 0.81250000) *
              103) Altitude< 251 9 1 1 (0.11111111 0.88888889) *
            13) chl a>=4.085 16 4 1 (0.25000000 0.75000000) *
          7) surface>=281.1 21 2 1 (0.09523810 0.90476190) *
```

BIBLIOGRAPHIE

- Acker, T.S. and A.M. Muscat, 1976. The ecology of *Craspedacusta sowerbii* Lankester, a freshwater hydrozoan. *American Midland Naturalist*, 95: 323–336.
- Adams I.B., 2009. The Effect of Light and Prey Availability on the Activity of the Freshwater Jellyfish, *Craspedacusta Sowerbii* (Hydrozoan). Virginie, Jamse Madison University. 21 pp
- Arbačiauskas, K. and J. Lesutienė, 2005. The Freshwater Jellyfish (*Craspedacusta Sowerbii*) in Lithuanian Waters. *Acta Zoologica Lituanica*, 15: 54–57.
- Austin, J. A. and S. M. Colman. 2007. Lake Superior summer water temperatures are increasing more rapidly than regional air temperatures: A positive ice-albedo feedback, *Geophysical Research. Letters*, 34: 1-5.
- Balók, S., M. Ustaoglu and M.R., Özbek, 2001. A new locality for the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi* Lankester, 1880 in Turkey. *Zoology in the Middle East*, 22:133-134.
- Bekleyen, A., M., Varol and B., Gokot, 2011. A New Record of the Freshwater Jellyfish *Craspedacusta Sowerbii* Lankester , 1880 (Hydrozoa) in Southeastern Anatolia (Turkey). *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 29: 366–368..
- Beisner, B.E., C.L. Dent and S. R. Carpenter, 2003. Variability of lakes on the landscape: Roles of phosphorus, food webs, and dissolved organic carbon. *Ecology*, 84:1563-1575.
- Boothroyd, I.K.G. M.K. Etheredge and J.D Green, 2002. Spatial distribution, size structure, and prey of *Craspedacusta sowerbyi* Lankester in a shallow New Zealand lake. *Hydrobiologia*, 468: 23-32.
- Borcard, D., F. Gillet and P. Legendre, 2011. *Numerical ecology with R*. New York, Springer, 306 p.
- Bouillon, J. and F. Boero, 2000b. Synopsis of the families and genera of the Hydromedusae of the world, with a list of the worldwide species. *Thalassia Salentina*, 24: 47-296.
- Boulenger, C. L. and W. U. Flower, 1928. The Regent's Park Medusa, *Craspedacusta sowerbyi*, and its identity with *C. (Microhydra) ryderi*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 66: 1005-1015.
- Brière, R., 1961. Les cadres d'une géographie touristique du Québec. *Cahiers de géographie du Québec*, 6 : 39-64 DOI: 10.7202/020344ar
- Brothers, S. M., Y. T. Prairie and P. A. del Giorgio, 2012. Benthic and pelagic sources of carbon dioxide in Boreal lakes and a young reservoir (Eastmain-1) in eastern Canada. *Global Biogeochemical Cycles*, 26:10.
- Browne, E. T., 1906. On the freshwater medusa liberated by *Microhydra ryderi* Potts, and a comparison with *Limnocodium*. *Quarterly journal of Microscopical. Science*, 635-645.

- Bushnell, J.H. and T.W. Porter, 1967. The Occurrence, habitat, and prey of *Craspedacusta sowerbyi* (particularly polyp stage) in Michigan. *Transactions of the American Microscopical Society*, 86: 22–27.
- Carignan, R., 2008. Évolution de l'état des lacs de la municipalité de Saint-Hippolyte entre 1998 ET 2007. *Rapport soumis À La Muniplaité de Saint-Hippolyte*, 60p.
- Chouinard, M.N., 2009. *Suivi environnemental du Lac Chapleau*. Biofilia, Rapport présenté à l'Association de Protection du Lac Chapleau, Municipalité de La Minerve.
- Colin, F. and P. Delahaye, 1995. Observation de la méduse d'eau douce *Craspedacusta sowerbyi* Lank. *Bulletin scientifique de la Société des Amis du Muséum de Chartres et des Naturalistes d'Eure-et-Loir*, 15: 2-6.
- Gallerand, G., 2010a. *Plan directeur de l'eau du lac Bataille*. Rapport pour le Comité du Bassin Versant de La Rivière du Lièvre.(Cobali).
- Gallerand, G., 2010 b. *Plan directeur de l' eau du lac Rhéaume*. Rapport pour le Comité du Bassin Versant de La Rivière du Lièvre.(Cobali).
- Deacon, J. E. and W.L. Haskell, 1967. of the Freshwater on the Ecology Observations in Lake Mead , Nevada Jellyfish. *American Midland Naturalist*, 78 : 155–166.
- Dethier, M. et R. P. Kalbermatter, 1989. Sur la présence de méduses en Valais. *Bulletin de la Murithienne* 107: 203-211.
- Dexter, R.W, T.C Surrarrer and C.W, Davis, 1949. Some recent records of the fresh-water jellyfish *Craspedacusta sowerbii* from Ohio and Pennsylvania. *Ohio Journal of Science*, 49: 235–241.
- Dick, J.T.A., K. Gallagher, S. Avlijas, H.Clarke, S. Lewis, S. Leung , D. Minchin, J. Caffrey et coll., 2013. Ecological impacts of an invasive predator explained and predicted by comparative functional responses. *Biological Invasions*, 15: 837–846
- Didžiulis, V., 2006. Invasive Alien Species. Fact Sheet – *Craspedacusta sowerbyi*. From: Online Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species – NOBANIS, 1-7. www.nobanis.org
- Didžiulis, V. and Žurek, R. 2013. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Craspedacusta sowerbii*. – From: Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS www.nobanis.org. Consulté le 11/12/2014.
- Dodson, S.I. and S.D. Cooper, 1983. Trophic relationships of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi* Lankester 1880. *Limnology and Oceanography*, 28: 345-351.
- Donnard, T., 2012. *Les proliférations et invasions du zooplancton gélatineux sur les côtes françaises*, Rapport pour le Ministère de l'Écologie, de l'Énergie, du Développement durable, du Transport et des Logements.
- Duggan, I.C. and Eastwood, K.R., 2012. Detection and distribution of *Craspedacusta sowerbii*: Observations of medusa are not enough. *Aquatic Invasions*, 7: 271–275.
- Dumont, H.J., 1994. The distribution and ecology of the fresh- and brackish-water medusae of the world. *Hydrobiologia*, 272: 1–12.
- Figuroa, D. and P. De los Rios, 2010. First report of *Craspedacusta sowerbii* (Cnidaria) (Lankester, 1880) for Patagonian waters (38 degrees S, Chile): a possible presence of invasive species and its potential ecological implications. *Brazilian Journal of Biology*, 70: 227–228.

- Fish, G.R., 1971. *Craspedacusta sowerbyi* Lankester (Coelenterata: Limnomedusae) in New Zealand lakes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 5: 66-69.
- Fredette, P., 2008. Echos de nos lacs : Des méduses dans mon lac, est-ce possible? *Bulletins D'information des Fédérations des Lacs de Val-Des-Monts*, 3 :1-6.
www.federationdeslacs.ca
- Fritz, G.B., R.O. Schill, M. Pfannkuchen and F. Brümmer, 2007. The Freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* Lankester, 1880 (Limnomedusa : Olindiidae) in Germany, with a brief note on its nomenclature. *Journal of Limnology*, 66: 54-59.
- Fritz, G.B., M. Pfannkuchen, M., A. Reuner, R.O. Schill and F. Brümmer, 2009. *Craspedacusta sowerbii*, Lankester 1880 – population dispersal analysis using COI and ITS sequences. *Journal of Limnology*, 68: 46-52.
- Galarce, L. C., K. V. Riquelme, D.Y. Osman and R.A. Fuentes, 2013. A new record of the non indigenous freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* Lankester , 1880 (Cnidaria) in Northern Patagonia (40 ° S , Chile), *BioInvasions Records*, 2: 263-270.
- Gasith, A., S. Gafny, Y. HersHKovitz, H. Goldstein and B.S. Galil, 2011. The Invasive freshwater medusa *Craspedacusta sowerbii* Lankester , 1880 (Hydrozoa : Olindiidae) in Israel. *Aquatic Invasions*, 6: 147-152.
- Genivar, 2012. *Suivi des lacs de Mont-Tremblant* – Programme quinquennal 2012, Mont-Tremblant, QC. Rapport de synthèse réalisé pour la Ville de Mont-Tremblant, 22 p et Annexes
- Gibbons, M. J. and A.J Richardson, 2013. Beyond the jellyfish joyride and global oscillations: advancing jellyfish research. *Journal of Plankton Research*, 35: 929-938.
- Gophen, M. and L. Shealtiel, 2012. Record of the alien species *Craspedacusta sowerbii* Lankester, 1880 (Cnidaria : Limnomedusae) in Lake Kinneret catchment area. *BioInvasions Records*, 1:29-31.
- Gorham, E. and F.M. Boyce., 1989. Influence of lake surface area and depth upon thermal stratification and the depth of the summer thermocline. *Journal of Great Lakes Research*. 15: 233-245.
- Green, J., 1998. Plankton associated with medusae of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi* (Lankester) in a Thames Backwater. *Freshwater Forum*, 11: 69-76.
- Haines, T.A., 1981. Acidic precipitation and its consequences for aquatic ecosystems: A review. *Transactions of the American Fisheries Society*, 110: 669-707.
- Hannouche, A., G., Chebbo, G. Ruban, B. Tassin et C. Joannis, 2010. Relation entre la turbidité et la concentration en matières en suspension en réseau d'assainissement unitaire. *Techniques Sciences Méthodes*, 10: 42-51.
- Hargitt, C. W., 1907. Occurrence of the fresh-water medusa *Limnocodium* in the United States. *Science*, 26: 638-639
- Harrel, R. C., 2002. New distribution record and ecological notes of the freshwater Hydrozoan *Craspedacusta sowerbii* in southeast Texas. *The Texas Journal of Science*, 54 :10 p. En ligne : <http://www.freepatentsonline.com/article/Texas-Journal-Science/128707301.html>.

- Hytec, M.N., 2010. Étude du caractère invasif de quelques espèces animales et végétales introduites dans les milieux dulçaquicoles en Nouvelle-Calédonie. Rapport n° 2007/IB 02–Province Nord & Province Sud, Direction de l'environnement. Consulté le 13/05/2013.
- Jairy A. and A. Chesterikoff, 1997. Évolution des différentes formes du carbone organique dans la Marne, influence du "bloom" phytoplanctonique. *Hydrochemistry (Proceedings of the Rabat Symposium)* 244: 141-149.
- Jakovce-Todorovic, D., V. Dikanovic, S. Skoric and P. Cakic, 2010. Freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi* Lankester, 1880 (Hydrozoa, Olindiidae) – 50 years' observations in Serbia. *Archive of Biological Science Belgrade*, 62: 123-127.
- Jankowski, T., T. Strauss and T.H. Ratte, 2005. Trophic interactions of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi*. *Journal of Plankton Research*, 27: 811–82
- Jankowski, T., A.G. Collins and R. Campbell, 2008. Global diversity of inland water cnidarians. *Hydrobiologia*, 595: 35-40.
- Kettle H., R. Thompson, N.J. Anderson and D.M. Livingstone, 2004. Empirical modelling of summer lake surface temperatures in southwest Greenland. *Limnology and Oceanography*, 49, 271–282.
- Klaus, G., 2002. Espèces animales et végétales invasives : Pas de panique, mais la vigilance s'impose. Dans *Biodiversité et espèces invasives. Biodiversité: Dialogue entre recherche et pratique*. HOTSPOT Forum Biodiversité Suisse, 6: 3-6.
- Kling, G.W. 1988. Comparative transparency, depth of mixing and stability of stratification in lakes of Cameroon. *West African Limnology and Oceanography*. 33: 27-40.
- Kramp, P. L., 1951. Freshwater medusae in China. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 120: 165-184.
- Kramp, P.L., 1961. Synopsis of the Medusae of the world. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 40:7-382.
- Lankester, E.R., 1880a. On a new Jellyfish of the Order Trachomedusae, living in fresh water. *Science*, 1: 34.
- Legendre, L. et P. Legendre, 1984. *Écologie numérique* - 1. Le traitement multiple des données écologiques, Préface du Pr Margalef R., les presses de l'Université du Québec, colloque d'écologie, 12 :13-19.
- Lewis, C., M. Migita, H. Hashimoto and A.G. Collins, 2012. On the occurrence of freshwater jellyfish in Japan 1928–2011: eighty-three years of records of *mamizu kurage* (Limnomedusae, Olindiidae). *Proceedings of biological society of Washington*. 125:165–179.
- Liu, W.C., W.T. Lo, J.E. Purcell and H.H.Chang, 2008. Effects of temperature and light intensity on asexual reproduction of the scyphozoan, *Aurelia aurita* (L.) in Taiwan. *Hydrobiologia*, 616: 247–258.
- Loeb, M. J., 1973. The effect of light on strobilation in the Chesapeake Bay sea nettle *Chrysaora quinquecirrha*. *Marine Biology*, 20: 144–147.

- Longhi, M.L. and B.E. Beisner, 2009. Environmental factors controlling the vertical distribution of phytoplankton in lakes. *Journal of Plankton Research* 31: 1195-1207.
- Lucas, C.H., K.A. Pitt, J.E. Purcell, M. Lebrato and R.H. Condon, 2011. What's in a jellyfish? Proximate and elemental composition and biometric relationships for use in biogeochemical studies. *Ecology*, 92:1704.
- Lundberg, S. and J.-E. Svensson, 2003. Medusae invasions in Swedish lakes. *Fauna & Flora*, 98: 18-28.
- MacDonald, G.M., T.W.D. Edwards, K.A. Moser, R. Pienitz and J.P. Smol, 1993. Rapid response of treeline vegetation and lakes to past climate warming. *Nature*, 361: 243-246.
- Matthews, D. C., 1963. Freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi* Lank. in Hawaii. *Transactions of the American Microscopical Society*, 82:18-22.
- Matthews, D. C., 1966. A comparative study of *Craspedacusta sowerbyi* and *Calpasoma Dactyloptera* life cycles. *Pacific Science*, 20: 246-259.
- Mazumder, A. and K.E Havens, 1998. Nutrient.chlorophyll.Secchi relationships under contrasting grazer communities of temperate versus subtropical lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55: 1652-1662.
- McAlpine, D.F., T.L Peard, T.J Fletcher and G. Hanson, 2002. First reports of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi* (Hydrozoa: Olindiidae) from maritime Canada with review of Canadian occurrences. *Journal of Freshwater Ecology*, 17: 341-344.
- McClary A., 1959. The effect of temperature on growth and reproduction in *Craspedacusta sowerbii*. *Ecology* 40: 158-162.
- McClary A., 1961. Experimental Studies of Bud Development in *Craspedacusta sowerbii*. *Transactions of the American Microscopical Society* 80: 343-353
- McClary, A., 1964. Histological changes during regeneration of *Craspedacusta sowerbii*. *Transactions of the American Microscopical Society*. 83: 349-357.
- McKercher, L.D., O'Connell, P. Fuller, J. Liebig, J. Larson and A. Fusaro, 2014. *Craspedacusta sowerbyi*. USGS Nonindigenous Aquatic Species Database, Gainesville, FL. www.nas.er.usgs.gov Revision Date: 3/14/2012
- Menozzi, M.J. et P. Pellegrini, 2012. La gestion des espèces exotiques envahissantes : de la recherche d'une solution technique à la construction d'un collectif. *Sciences Eaux & Territoires*, 6: 106-113
- Molinero, J.C., F. Ibanez, P.Nival, E. Buecher and S. Souissi, 2005. The North Atlantic Climate and the Northwestern Mediterranean Plankton Variability. *Limnology and Oceanography*, 50: 1213-1220.
- Moreno-Leon, M.A. and A. Ortega-Rubio, 2009. First record of *Craspedacusta sowerbyi* Lankester, 1880 (Cnidaria: Limnomedusae: Olindiidae) in Mexico (Adolfo Lopez Mateos reservoir), with notes on their feeding habits and limnological dates. *Biological Invasions*, 11: 1827-1834.
- Morris, D. P., H. Zagarese, C. E. Williamson, E. G. Balseiro, B. R. Hargreaves, B. Modenutti, R. Moeller, and C. Queimalinos, 1995. The attenuation of solar UV radiation in lakes and the role of dissolved organic carbon. *Limnology and Oceanography*, 40: 1381-1391.
- Nöges, T., 2009. Relationships between morphometry, geographic location and water quality parameters of European lakes. *Hydrobiologia*, 633: 33-43.

- Ohtsu, K. and S-I. Uye, 2013. Bloom or non-bloom in the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae): Roles of dormant podocysts. *Journal of Plankton Research*, 35: 213–217.
- Orihel, D. M., D. F Bird, M. Brylinsky, H. Chen, D. B Donald, D. Y Huang, A. Giani, *et coll.*, 2012. High microcystin concentrations occur only at low nitrogen-to-phosphorus ratios in nutrient-rich Canadian lakes. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences*, 69: 1457–1462.
- Oscoz, J., P. Tomas and C. Durin, 2010. Review and new records of non-indigenous freshwater invertebrates in the Ebro River basin (Northeast Spain). *Aquatic Invasions*, 5: 263–284.
- Payne, F., 1926. Further studies on the Life History of *Craspedacusta ryderi*, a freshwater hydromedusan. *Biological Bulletin*. 50 : 433–443.
- Peard, T.L., 1997. Habitat characterisation of the freshwater hydromedusa, *Craspedacusta sowerbii*. Progress Report on Wild Resource Conservation Fund Award SPC # 279329, 30 p.
- Pennak, R.W., 1956. The fresh-water jellyfish *Craspedacusta* in Colorado with some remarks on its ecology and morphological degeneration. *Transactions of the American Microscopical Society*, 75: 324–331
- Pinel-Alloul, B., N. Bourbonnais and F. Pick, F. 2002. Spatial and temporal variations in autotrophic and heterotrophic compartments of the microbial loop in southern Quebec lakes. *Revue des Sciences de l'Eau*, 15 : 3–25.
- Portielje, R. and D. T. Van der Molen, 1999. Relationships between eutrophication variables: from nutrient loading to transparency. *Hydrobiologia*. 143: 375–387.
- Prairie, Y. T., C.M Duarte and J. Kalff, 1989. Unifying nutrient-chlorophyll relationships in lakes. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences*, 46:1176–1182
- Purcell, J.E., 2005. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85: 461–476.
- Purcell, J., 2007. Environmental effects on asexual reproduction rates of the scyphozoan *Aurelia labiata*. *Marine Ecology Progress Series*, 348 :183–196.
- Québec, Conseil régional de l'environnement des Laurentides, 2012. *Plan directeur du lac de l'Achigan, Saint-Hippolyte*. Programme de Soutien technique des lacs de Bleu Laurentides 2012. Rédigé par. St-Germain.
- Québec, Organisme de bassins versants des rivières Rouge, Petite Nation et Saumon, 2014. Caractérisation des bandes riveraines du Lac Labelle. 19 p.
- Québec, Ministère du Développement durable, de l'Environnement, de la Faune et des Parcs (MDDEP), 2002a. Réseau de surveillance volontaire des lacs (RSVL). Gouvernement du Québec. Consulté le 01/03/2013. www.mddefp.gouv.qc.ca/eau/rsvl.
- Québec, Ministère du Développement durable, de l'Environnement, de la Faune et des Parcs (MDDEFP), 2002 b. Réseau de surveillance volontaire des lacs (RSVL). Gouvernement du Québec. Consulté le 01/03/2013. [Www.mddefp.gouv.qc.ca/eau/rsvl](http://www.mddefp.gouv.qc.ca/eau/rsvl).

- Québec, Ministère du Tourisme du Québec, 2014. Le tourisme au Québec en bref- 2012. Direction des connaissances stratégiques en tourisme, 17 p.
<http://www.tourisme.gouv.qc.ca/>
- Rakotomalala R., 2005. "Arbres de décision", *revue Modulad*, 33 : 163-187.
- Ramusino, C., 1972 . Présence de la *Craspedacusata sowerbyi* Lank. dans les eaux italiennes. *Bulletin français de Pisciculture*, 245: 147-150.
- Raposeiro, P.M., J.C. Ramos and A.C. Costa, 2011. First record of *Craspedacusta sowerbii* Lankester, 1880 (Cnidaria: Limnomedusae) in the Azores. *Arquipelago. Life and Marine Sciences*, 28: 11-13.
- Raymond, A., 2007. *Diagnose primaire du lac du neuf* . Rapport préparé pour la municipalité de Mont-Laurier Projet. Services-Conseils Envir'Eau.
- Rayner, N. 1988. First record of *Craspedacusta sowerbyi* Lankester (Cnidaria: Limnomedusae) from Africa. *Hydrobiologia* 162:73-77
- Ricciardi, A. and R. Kipp, 2008. Predicting the number of ecologically harmful exotic species in an aquatic system. *Diversity and Distributions, Journal of Biogeography* 14: 374 – 380.
- Ricciardi, A. and H.J. MacIsaac, 2011. Impacts of biological invasions on freshwater ecosystems. pp. 211-224. In: *Fifty Years of Invasion Ecology: The Legacy of Charles Elton* (D.M. Richardson, ed.), Wiley-Blackwell.
- Ricciardi A., S. Avlijas and J. Marty, 2012. Forecasting the ecological impacts of the *Hemimysis anomala* invasion in North America: lessons from other freshwater mysid introductions. *Journal of Great Lakes Research*, 38 : 7-13
- Roche G., C. Plu et J.P. Corolla, 2012. *Craspedacusta sowerbyi* Lankester, 1880. Fiche Espèce (N°442). Données d'Observations pour la Reconnaissance et d'identification de la faune et de la flore Subaquatiques (DORIS). Mis à jour le 07/06/2012. Consulté le 04/02/2013. www.doris.ffessm.fr
- Smith, A. and J.E. Alexander, 2008. Potential effects of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* on zooplankton community abundance. *Journal of Plankton Research*, 30: 1323-1327.
- Silva, W.M. and K.F. Roche, 2007. Occurrence of freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* (Lankester, 1880) (Hydrozoa, Limnomedusae) in a calcareous lake in Mato Grosso do Sul, Brazil. *Biota Neotropica*, 7: 227-230.
- Simoneau, M., L. Roy et M. Ouellet, 2004. *Info-lacs – Résultats de l'année 2003*, Québec, ministère de l'Environnement, Direction du suivi de l'état de l'environnement, envirodoq no ENV/2004/0374, rapport no QE/152
- Slobodkin L. E. and P. E. Bossert, 1991. The Freshwater Cnidaria - or Coelenterates. In: Thorp J. H. and A. P. Covich editors. *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. San Diego: Academic Press; 1991:125-142
- Snucins, Ed. and J Gunn, 2000. Interannual variation in the thermal structure of clear
- Spadinger, R. and G. Maier, 1999. Prey selection and feeding of the freshwater jellyfish, *Craspedacusta sowerbyi*. *Freshwater Biology* 41: 567-573.

- Stanković, I. and I. Ternjej, 2010. New ecological insight on two invasive species: *Craspedacusta sowerbii* (Coelenterata: Limnomedusae) and *Dreissenia polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae). *Journal of Natural History*, 44: 2707–2713.
- Stefanelli, A., 1948. Una medusa d'acqua dolce del genere *Craspedacusta* sviluppata in una vasca dell' Istituto. *Bolletino Di Zoologia*, 15: 41–47.
- Stefani, F., B. Leoni, A. Marieni and L. Garibaldi, 2010. A new record of *Craspedacusta sowerbii*, Lankester 1880 (Cnidaria, Limnomedusae) in Northern Italy. *Journal of Limnology*, 69: 189–192.
- Wetzel, R.G., 2001. *Limnology Lake and River Ecosystems*. 3rd edition, Academic Press, California, 1006 pp.
- White, W. E., 1930. Notes on a fresh-water medusa found in Stallworth Lake, Tuscaloosa, Alabama. *Biology Bulletin*, 59:222–232.
- Wiggins, G.B., R.E. Whitfield and F.A. Walden, 1957. Notes on freshwater jellyfish in Ontario. *Royal Ontario Museum*, 43: 1–6.
- Wintzer, A.P., M.H Meck, P.B Moyle and M. May, 2011. Ecological insights into the polyp stage of non-native hydrozoans in the San Francisco estuary. *Aquatic Ecology*, 45: 151–161.
- Xu, S. and D. Wang, 2009. Life cycle of *Craspedacusta sowerbyi xinyangensis*. *Current Zoology* 55: 227–234
- Zhang, L.Q., G. T. Wang, W. J. Yao, W. X. Li and Q. Gao, 2009. Molecular systematics of medusae in the genus *Craspedacusta* (Cnidaria: Hydrozoa: Limnomedusae) in China with the reference to the identity of species. *Journal of Plankton Research*, 31: 563–570.

Web sites:

- Environnement Canada, 2013. Espèces envahissantes: les espèces non indigènes dans le bassin Grands Lacs-Saint-Laurent. [en ligne] <http://www.ec.gc.ca/>
- Freshwater jellyfish site web by T. Peard. Indiana University of Pennsylvania. [en ligne] <http://www.freshwaterjellyfish.org>
- Gouvernement du Québec 2015: Rapport sur l'état de l'eau et des écosystèmes aquatiques au Québec – [en ligne] <http://www.mddelcc.gouv.qc.ca/rapportsurleau/portrait-Qc-aquatique.htm>
- Québec Méduses. www.tonylesauteur.com
- Québec web, 2014. Le portail du Québec. [En ligne] <http://www.quebecweb.com>
- Schuchert, P., 2013. World Hydrozoa database. Accessed through : World Register of Marine Species www.marinespecies.org